Über den Entwicklungsgang von Cylindrocystis

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt der

naturwissenschaftlich-mathematischen Fakultät der Albert-Ludwigs-Universität
zu Freiburg im Breisgau

von

Hans Kauffmann
aus Frankfurt a. M.

Mit 1 Doppeltafel und 4 Textfiguren

Freiburg i. B.
1914

Über den Entwicklungsgang von Cylindrocystis

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt der

naturwissenschaftlich-mathematischen Fakultät der Albert-Ludwigs-Universität zu Freiburg im Breisgau

von

Hans Kauffmann

aus Frankfurt a. M.

ACAD. LAND. BAT. BIBL.

Mit 1 Doppeltafel und 4 Textfiguren

Freiburg i. B.
1914

Der Dekan:
Professor Dr. Heffter

Der Referent:
Geh. Hofrat Professor Dr. Oltmanns

(Abdruck aus der „Zeitschrift für Botanik", 6. Jahrgang, Heft 9)
Verlag von Gustav Fischer in Jena

Meinen lieben Eltern!

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41545323_0076

Über den Entwicklungsgang von Cylindrocystis.

Von

Hans Kauffmann.

Mit 1 Doppeltafel und 4 Textfiguren.

Einleitung.

Klebahn war der erste, der sich nach de Barys klassischen »Untersuchungen über die Familie der Conjugaten« (1858) wieder eingehend mit Zygotenstudien befaßte und dabei die moderne Färbungstechnik zu Hilfe nahm. Er untersuchte speziell die Desmidiaceen in den beiden Gattungen Closterium und Cosmarium (1891) und fand, daß bei der Keimung durch zweimalige Teilung des Zygotenkernes vier Kerne gebildet werden, von denen je ein »Großkern« und je ein »Kleinkern« den beiden entstehenden Keimlingen mitgegeben werden. Daß eine Chromosomenreduktion damit verbunden ist, dürfte sich aus seinen Figuren (Taf. XIII, Fig. 6a und 9) mit Sicherheit ergeben. Durch Karsten (1909), Tröndle (1911) und Kurssanow (1911) wurden dann die Reifungs- und Keimungsvorgänge in den Zygoten von Spirogyra und Zygnema klargestellt und gezeigt, daß auch hier aus dem Zygotenkern durch Reduktionsteilung vier Kerne hervorgehen, von denen ein »Großkern« auf den einen Keimling übertragen wird, während die drei anderen zugrunde gehen. — Inzwischen waren auch mehrere Arbeiten über die vegetative Teilung der Zygnemaceen erschienen, und auch von den Desmidiaceen war die vegetative Teilung einer Gattung untersucht worden. Nur über die einfachste Familie der Conjugaten, über die Mesotaeniaceen, fehlen seit de Bary genauere Untersuchungen vollständig, die einen Vergleich mit den beiden anderen Familien gestatteten. — Wohl hat Klebahn

bei Cylindrocystis (1888) die Verschmelzung der Kerne in der Zygote und später je einen Kern in den vier Keimlingen beobachtet, aber zu »abschließenden Resultaten« ist er, wie er selbst sagt, nicht gekommen. Die Schwierigkeit, die sich hier der Untersuchung keimender Zygoten entgegenstellt, liegt weniger »in der Kleinheit der Objekte«, als vielmehr in der Aufgabe, die nötige Menge der Zygoten zu erhalten und vielleicht noch weit mehr in dem völlig ungleichmäßigen Verlauf der Keimung. Es wurde nun versucht, den ganzen Entwicklungsgang von Cylindrocystis: die Teilung der vegetativen Zelle, die Conjugation und die Reifung und Keimung der Zygote zu verfolgen.

Die Anregung zu der vorliegenden Arbeit erhielt ich von Herrn Prof. Dr. Friedrich Oltmanns. Für das warme Interesse, das er derselben stets entgegenbrachte, sage ich ihm meinen verbindlichsten Dank. Auch ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Dr. Arthur Tröndle für die vielfachen Ratschläge herzlichst zu danken.

Das Material.

Cylindrocystis Brébissonii Menegheni ist eine kosmopolitische, einzellige Conjugatenform, die, in vielen Eigenschaften ziemlich primitiv erscheinend, systematisch zur Familie der Mesotaeniaceen gestellt wird. In Freiburgs Umgebung weit verbreitet, lieferten besonders die Hochmoore des Schwarzwaldes[1]) die besten und reichlichsten Fundstellen. Hier ist Cylindrocystis in vereinzelten Exemplaren in fast allen Lachen, den sogenannten Schlenken, zu finden. Doch oft, vor allem im Frühjahr und Herbst, kommt diese Alge in den Mooren in größeren Kolonien vor und tritt dann entweder in einer mehr oder weniger dicken Schleim- oder Schaumschicht an der Oberfläche der Lachen auf, oder aber sie bildet ein feines grünliches Polster am Boden. Dasselbe besteht aus zahlreichen Flocken, in denen viele Cylindrocystiszellen durch die reichlich von ihnen ausgeschiedene Gallerte vereinigt sind. Die Flocken sind meist 2 bis 3 cm lang und 1 bis $1^1/_2$ cm breit, ja vereinzelt können sie eine Länge von

[1]) Das Hirschenmoor bei Hinterzarten, das Moor von Erlenbruck und das Feldseemoor waren die am meisten aufgesuchten Fundorte.

6 bis 7 cm und eine Breite von 4 cm erreichen. An ihren oberen Rändern, die wellig und oft schwach zurückgeschlagen sind, findet das kräftigste Wachstum statt, wie schon an der tiefer grünen Farbe erkenntlich. Nach unten zu, wo ihre gallertige Grundmasse dem Schlamme aufsitzt, nimmt die Zahl der einzelnen Individuen immer mehr ab. Solchen »Flockenkolonien« entnommen, ging Cylindrocystis in Kultur am besten an. Überhaupt scheint die Alge, wenn sie in dieser Form auftritt, lebenskräftiger zu sein, da sie dann viel reichlicher Teilungsstadien liefert und nach Untersuchungen von Buchheim[1]) einen höheren Turgor besitzt. Im »Originalwasser des Fundortes« gelassen und in kleinen Gefäßen an hellen Fensterplätzen aufgestellt, setzen sich die einzelnen, durch den Transport auseinandergerissenen Cylindrocystisgruppen meist bald wieder zu neuen Flocken zusammen. Wenn auch die meisten Polster in der Natur durch andere Algen mehr oder weniger stark verunreinigt sind, so finden sich doch fast immer bei der Untersuchung einer großen Zahl solcher Kolonien einige ziemlich reine, brauchbare Kulturen. Viele konnten über ein Jahr gehalten werden.

Gute Kulturen, die an etwas dunkleren Stellen aufbewahrt wurden, zeigten bald eine deutliche Anordnung der Flocken in der Richtung des einfallenden Lichtes. Die einzelnen Zellen bewegten sich nach dem dem Lichte entgegengerichteten Rand der Flocke hin, sammelten sich dort reichlich an und waren mit ihrer Längsachse meist parallel zueinander und zu den Einfallsstrahlen orientiert. Zudem war das Wachstum an der dem Licht zugekehrten Stelle lebhafter. Das grünliche Polster am Grunde des Glases sah so wie gekämmt aus. Besonders deutlich war das nach Versuchen mit dem Dunkelkasten. Cylindrocystis führt also phototaktische Bewegungen innerhalb der Gallertmasse, welche die einzelnen Zellen zur Flocke verbindet, aus, und vielleicht kommen sie auf analoge Weise wie bei den Desmidiaceen zustande.

A. Die vegetative Zelle von Cylindrocystis und ihre Teilung.

Zunächst erschien es erwünscht, die Teilung der vegetativen Cylindrocystiszelle — des Gametophyten — kennen zu lernen,

[1]) In seiner erst später erscheinenden Arbeit.

um einen Anhaltspunkt für die später zu untersuchende Reduktionsteilung in der Zygote — im Sporophyten — zu haben. Auch dürfte ein Vergleich der Teilungsvorgänge eines Vertreters der einfacheren Familie der Mesotaeniaceen mit den schon bekannten Teilungen von Closterium (Desmidiaceen) und von Spirogyra und Zygnema (Zygnemaceen) von Interesse sein. Doch bevor wir auf die Teilung selbst näher eingehen, sei noch kurz der Zellkern im ruhenden Zustande, der Bau des Chromatophores und die Mikrochemie des Kernes besprochen.

Zur Untersuchung wurden einzelne Flocken mit der Pipette auf den mit Eiweiß bestrichenen Objektträger gebracht und entweder mit vom Rathscher Lösung oder mit 50proz. Alkohol fixiert. Durch beide Mittel werden die Kerne gut erhärtet. Wenn auch vom Rath vielleicht der Chromatophoren wegen vorzuziehen wäre, so ist doch der Alkohol das praktischere Mittel, da er nach allmählicher Steigerung das als Klebemittel dienende Eiweiß gleich gerinnen läßt, und man hier die so sehr störende Ausspülung nicht braucht. Die Objekte wurden dann noch einige Stunden in absolutem Alkohol aufbewahrt und mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Bei der Differenzierung entfärbten sich Plasma und Chromatophoren früher als Pyrenoide und Kern. Nucleolen und Pyrenoide zeigten gleiche Färbbarkeit.

1. Der Zellkern im ruhenden Zustand und der Bau des Chromatophores.

Wie schon aus der Beobachtung der lebenden Cylindrocystiszellen hervorgeht, greifen die beiden Chromatophoren in der Mitte der Zelle meist fest aneinander, nur unmittelbar im Zentrum einen mehr oder weniger hellen Raum lassend, de Barys »Vakuole«, aus welchem der Kern, der von einzelnen Lappen der Chromatophoren umfaßt wird, nur teilweise, doch dann oft mit dem Nucleolus hervorschaut. Was Lutman für Closterium angibt, gilt auch hier: der Nucleolus wurde von älteren Autoren als Kern, der sichtbare Teil des Kerngerüstes von A. Braun als »Schleimhülle« und von de Bary als eine Summe von »Schleimfäden« angesehen (de Bary, Taf. VII E. Fig. 2). Gut fixierte und gefärbte Zellen zeigen die Lagerung des Kernes weit deutlicher als lebende Objekte. Der Kern hat

eine rundliche oder viereckige Gestalt. Er liegt zwischen den beiden Chromatophoren und wird von einzelnen Lappen derselben teilweise bedeckt (Textfig. 1). Für gewöhnlich zeigt er nur ein Kernkörperchen, das intensiv Farbe speichert. Stellenweise finden sich zwei oder drei Nucleolen, doch wenn einmal in einer Kultur vorhanden, dann zahlreicher. Von den Tochterkernen der Doppelzellen weist, wenn überhaupt, dann jeder zwei Nucleolen auf. In der Prophase beteiligen sich scheinbar beide Nucleolen an der Chromatinausscheidung, und mit Säuren behandelte Kerne haben entsprechend zwei Negative. Die Kernmembran ist deutlich ausgebildet. Das Netzgerüst des Kernes stellt ein feines, körniges Gerinnsel dar. Der Durchmesser des ruhenden Kernes beträgt in der Regel 10 μ, bei rechteckigen Kernen sind die Größenverhältnisse etwa 14 : 7 μ.

Textfig. 1. Vegetative Zelle von Cylindrocystis Brebissonii Menegh. Nach gefärbtem Präparat (vom Rath, fixiert Oktober 1912, Eisenhämatoxylin).

Die eigenartige Form der Chromatophoren konnte von den alten Beobachtern nicht richtig wiedergegeben werden. Sie ist eben in inhaltsreichen Zellen sehr schwer zu erkennen, wie schon die verschiedenen Abbildungen von Cylindrocystis in systematischen Werken zeigen. Pringsheim (1912, S. 330) suchte kürzlich die in dieser Hinsicht angeblich »unvollkommene« Figur von de Bary durch eine neue zu ersetzen. Aber auch sie dürfte nicht befriedigen und eine nicht mehr ganz normale, auf jeden Fall chlorophyllärmere Zelle darstellen. Mit vom Rath fixierte, gefärbte und dann später in Xylol nicht noch nachträglich geschrumpfte Zellen lassen die Gestalt der Chromatophoren weit besser erkennen als lebende Objekte (Textfig. 1).

Die Achse des Chromatophores bildet ein meist längliches, seltener rundliches Pyrenoid mit einem kräftigen Stärkering, der von einer dünnen Chromatophorenschicht umgeben ist. Von

dieser Hüllschicht strahlen dann zahlreiche Chromatophorenlappen nach allen Seiten aus. Die einzelnen Chromatophorenlappen stellen nun nicht, wie man aus verschiedenen Zeichnungen der Cylindrocystiszelle schließen möchte, und wie es bei vielen Desmidiaceen der Fall ist, einheitliche Platten dar, die das Pyrenoid auf seiner ganzen Längsseite flügelartig umgeben, sondern es sind zahlreiche Teilstücke, die ganz unregelmäßig an beliebiger Stelle der Pyrenoidenachse entspringen. Sie verlaufen in der Längsrichtung des Chromatophores und damit der Zelle, sind oft ein wenig gewellt und gegen die Innenfläche der Zellwand zu etwas abgeplattet. Mit dem Mikrotom angefertigte Querschnitte durch die Cylindrocystiszelle lassen dementsprechend drei konzentrische Kreise erkennen. Der innerste, tief schwarz gefärbte Kreis stellt das Pyrenoid dar, der folgende weiße Ring die Stärkehülle, und der anschließende, verhältnismäßig dünne, aber dunkle Ring, die den Amylonherd umgebende Chromatophorensubstanz. Von letzterer gehen dann radiäre Strahlen aus, die in den verschiedenen Schnitten ein und derselben Zelle in beliebiger Richtung verlaufen. Wie schon de Bary mitteilte, zeigen chlorophyllärmere Zellen, besonders aber solche, deren Pyrenoide nicht so langgestreckt sind, eine den Zygnemaarten sehr ähnliche Inhaltsstruktur.

2. Die mikrochemische Untersuchung des Kernes.

Nach den neueren Arbeiten der Kernmorphologen über die Spirogyrateilung nimmt der Nucleolus an der Chromosomenbildung mehr oder weniger regen Anteil, ja Mitzkewitsch (1898) und Berghs (1906) stimmen darin überein, daß die Chromosomen direkt aus dem Nucleolus, der als Sitz des Chromatins angesehen wird, entstehen. Diese Auffassung bestätigte nun Tröndle (1912) durch eine neue mikrochemische Untersuchung der Spirogyrakerne. Er zeigte, daß die Spirogyra-Nucleolen in Übereinstimmung mit den Chromosomen höherer Pflanzen und im Gegensatz zu den Nucleolen derselben in starken Säuren und schwachen Alkalien löslich sind, daß sie also Eigenschaften aufweisen, die den Nucleoproteiden zukommen. Es erschien nun erwünscht, das diesbezügliche Verhalten der Kerne von Cylindrocystis, dieser einfachen Conjugatenform, kennen zu lernen.

Einzelne Cylindrocystisflocken wurden mit 50%igem Alkohol fixiert und mit Eiweiß auf dem Objektträger aufgeklebt. Darauf wurden die Objekte den einzelnen Reagenzien ausgesetzt, mit Wasser ausgewaschen und zur weiteren Ausspülung noch einen bis drei Tage in konzentriertem Alkohol aufbewahrt, um endlich mit Eisenhämatoxylin gefärbt zu werden.

1. Das Verhalten zu starken Säuren.

Zunächst wurden die Objekte eine Minute lang mit konzentrierter Salpetersäure behandelt. Die Kerne waren nur wenig zusammengezogen. Die Nucleolen waren gelöst, ihre Negative scharf. Der übrige Kern war wie sonst tief gefärbt und ließ keine besondere Struktur erkennen. Kerne mit zwei Nucleolen zeigten entsprechend zwei Negative. Nach fünf Minuten langer Behandlung mit konzentrierter Salpetersäure wurden gleiche Bilder erhalten. Auch bei zehn Minuten langer Einwirkung waren die Nucleolen gelöst, doch in sehr vielen Fällen war der Kern dann sehr stark geschrumpft, wodurch die Bilder an Deutlichkeit verloren, und die Nucleolennegative nur noch schwach erkennbar waren. In frischem, unfixiertem Material, das fünf Minuten in der konzentrierten Salpetersäure verblieb, waren die Nucleolen herausgelöst, die Kerne zeigten aber vielfach einen unregelmäßigen Umriß. Die Nucleolen von Cylindrocystis verhalten sich also wie die Nucleolen von Spirogyra bei Anwendung von konzentrierter Salpetersäure. Sie verschwinden, während die übrigen Eiweißsubstanzen des Kerns nicht angegriffen werden, jedenfalls äußerlich keine Veränderung zeigen. Doch während bei Spirogyra nach zwei Minuten noch keine und erst nach sechs bis zehn Minuten eine Lösung zu beobachten ist, tritt sie bei Cylindrocystis schon nach einer Minute ein.

Wurden die Kerne fünf Minuten lang konzentrierter Salzsäure ausgesetzt, so waren die Nucleolen gut gelöst, der Kern nicht oder nur sehr wenig geschrumpft (Fig. 1).

Durch konzentrierte Schwefelsäure wurden nach fünf Minuten langer Einwirkung die Kernkörperchen gelöst. Die Zellulosemembran war verschwunden. Die Pyrenoidstärke war gelöst und zeigte deutliche Negative. Kerngerüst, Pyrenoide und Zellplasma waren unverändert.

Mit Phosphor-Wolframsäure in gesättigter Lösung erhielt Tröndle bei einstündiger Behandlung keine Lösung der Nucleolen, sondern die Kerne von Spirogyra zeigten wundervolle Färbung, so daß es den Anschein hatte, als ob das Farbstoffspeicherungsvermögen des Kerns durch dieses Verfahren gesteigert worden sei. Auch die Chromosomen höherer Pflanzen konnte er bei gleicher Behandlung nicht lösen. Cylindrocystis wurde nun verschieden lang einer gesättigten Lösung von Phosphor-Wolframsäure ausgesetzt. Nach einer Stunde hatten einige Nucleolen die Farbe noch tief gespeichert, andere waren angegriffen, die meisten aber waren gelöst. Dasselbe Ergebnis wurde nach zweistündiger Behandlung erreicht. Hatte die Säure 5, 9 und 30 Stunden lang auf die Zellen eingewirkt, so waren alle Kernkörperchen vollständig verschwunden, das Kerngerüst aber war wie sonst gefärbt und kaum etwas zusammengezogen (Fig. 2). Zum Vergleich wurden Spirogyrafäden und Mikrotomschnitte der Wurzelspitze von Vicia faba ebenfalls längere Zeit mit der Phosphor-Wolframsäure behandelt. Bei Spirogyra war der Nucleolus nach $5\frac{1}{2}$, 10 und 20 Stunden noch sichtbar, und erst nach 40 Stunden waren an seiner Stelle scharf umgrenzte Negative zu beobachten. Vicia faba zeigte gelöste Chromosomen, während hier das Kernkörperchen erhalten blieb, und zwar waren hier die Chromosomen nach 24 Stunden noch deutlich vorhanden, nach 48 Stunden waren sie zum größten Teil und nach 72 Stunden ganz verschwunden. Also auch mit Phosphor-Wolframsäure erreicht man dasselbe Resultat wie mit den übrigen Säuren, nur ist der Widerstand, den die Nucleolen von Cylindrocystis und Spirogyra und die Chromosomen höherer Pflanzen diesmal bieten, größer, und nimmt er bei den verschiedenen Versuchsobjekten in der eben aufgeführten Reihenfolge zu.

Die Nucleolen von Cylindrocystis zeigen also ebenso wie die Spirogyra-Nucleolen die den Nucleoproteiden eigentümliche Eigenschaft der Löslichkeit in starken Säuren. Bei Cylindrocystis treten aber die Negative oft schon nach etwas kürzerer Zeit auf als bei Spirogyra.

2. Das Verhalten zu Alkalien.

Von Alkalien wurde nur konzentriertes Ammoniak untersucht. Die Objekte wurden ca. 40 Stunden dem konzentrierten

Ammoniak ausgesetzt. Die Nucleolen waren zum Teil tief schwarz gefärbt, ein größerer Teil war angegriffen und zeigte entweder hellere Flecken oder bleichere Färbung. Wieder einige Nucleolen waren ganz gelöst. Wie die Spirogyra-Nucleolen setzen auch die Kernkörperchen von Cylindrocystis dem Ammoniak einen etwas stärkeren Widerstand entgegen als die Chromosomen höherer Pflanzen.

Es zeigt also der Nucleolus von Cylindrocystis ein gleiches Verhalten wie der Nucleolus von Spirogyra und die Chromosomen höherer Pflanzen. Er wird von starken Säuren und Alkalien gelöst, während das Kerngerüst keine Veränderung erkennen läßt. Wir dürfen uns daher auch ihn in chemischer Hinsicht »so gut wie sicher« aus Nucleoproteiden zusammengesetzt denken und haben in ihm den Sitz des Chromatins zu erblicken. Wegen dieses von den Nucleolen höherer Pflanzen abweichenden Verhaltens können wir ihm die von Carnoy (1884) für das Spirogyra-Kernkörperchen vorgeschlagene Bezeichnung »Nucleonucleolus« geben.

Da ich bei Penium digitus, Tetmemorus, einigen Closterien und anderen Desmidiaceen ein gleiches Verhalten fand, scheint mir diese Nucleoproteidnatur der Nucleolen für die ganze Gruppe der Conjugaten charakteristisch zu sein, zumal auch in den erst neueren Arbeiten über die Closterium- und Zygnema-Teilung das Kernkörperchen irgendwie mit der Chromosomenbildung in Beziehung gebracht wird.

3. Die vegetative Teilung von Cylindrocystis.

Die einzige Angabe in der Literatur über die Zellteilung von Cylindrocystis findet sich bei de Bary (1858). Er schreibt da S. 35 u. a.: »Zwischen den auseinanderrückenden Hälften eines jeden Amylonkerns erscheint bald ein kreisförmiger heller Raum, anfangs undeutlich, bald scharf umgrenzt; in seiner Mitte tritt endlich ein Zellkern auf. Der ursprüngliche Kern der Zelle samt seiner Vakuole ist bei der Bildung der beiden sekundären noch deutlich vorhanden; später verschwindet er, und die Zelle wird in der Mitte durch eine zarte, ebene Querwand geteilt« (siehe de Bary, Taf. VII E, Fig. 4—7). Diese mit einfacheren Mitteln und durch bloße Beobachtung des natürlichen Objektes

gewonnene Anschauung, zu einer Zeit, wo sich die Auffassungen über das Wesen der Kernteilung noch nicht so verdichtet hatten, ist seitdem nicht weiter vertieft worden.

Die reichlichsten Teilungsstadien erhielt ich in frischen Kulturen, die ca. ein bis zehn Tage vorher den Mooren entnommen wurden, da während dieser Zeit sich die Flocken neu bildeten und vergrößerten. Kulturen, die durch andere Algen, in der Regel von Desmidiaceen, Diatomeen, Chroococcus usw. mehr oder weniger stark verunreinigt waren, oder mit der Zeit wurden, aber auch länger stehende, gut aussehende Kulturen, schränkten die anfangs sehr lebhafte Teilung allmählich ein.

Die vegetative Teilung von Cylindrocystis findet tags und nachts statt. Doch dürfte die Teilungsintensität am Tage weit geringer sein, wie ein Vergleich der Menge der einzelnen Teilungsstadien, die zu den verschiedenen Tag- und Nachtzeiten beobachtet wurden, ergab. Das Maximum liegt ungefähr zwischen ½12 und ½2 Uhr nachts, also um Mitternacht, weshalb von zehn bis drei Uhr nachts der größte Teil des Materiales fixiert wurde.

Vergleichen wir damit den Eintritt der vegetativen Teilung bei anderen bis jetzt untersuchten Conjugaten. Bei den Desmidiaceen dürften noch die gleichen Verhältnisse herrschen wie bei Cylindrocystis. Von Penium und Tetmemorus fand ich tagsüber einige Teilungsstadien. Lutman (1911) untersuchte seine Closterienteilung an nächtlich fixierten Objekten, und er gibt an, »Closterium divides from 10 P.M. to 5 A.M.« Also tags und nachts tritt Teilung ein, wenn sie auch nachts weit am stärksten ist. Nur nachts findet die Teilung von Zygnema statt, der ausgewachsenen Fäden sowohl wie der jungen Keimlinge, und zwar nach übereinstimmenden Beobachtungen von Escoyez (1907), Merriman (1906) und Kurssanow (1912) »hauptsächlich in der ersten Nachthälfte (9 bis 12 Uhr)«. Bezüglich Spirogyra stimmen die neueren Beobachter mit Strasburger überein, der schon in seiner »Zellbildung und Zellteilung« (1880) mitteilte, daß sich die Zellen ausschließlich nachts teilen und »der Vorgang zwischen 10 und 12 Uhr zu beginnen pflegt«.

Aus den bis jetzt vorliegenden Daten ist die Tendenz der Trennung der Ernährungs- und Wachstumsfunktion und eine

Verschiebung der letzteren auf die Nachtzeiten von den niederen zu den höherstehenden Conjugaten deutlich zu erkennen. Die äußeren Lebensbedingungen üben nun ja, wie schon von mehreren Autoren erwähnt, einen Einfluß auf den Eintritt der Zellteilung aus. Doch dürften sich die Mesotaeniaceen und Desmidiaceen stärker durch die verschiedenen Faktoren beeinflussen lassen als die höherstehenden Zygnemaceen, bei denen die Teilungsfunktion mehr festgelegt ist.

Bevor sie sich teilen, zeigen die Zellen von Cylindrocystis eine beträchtliche Längenzunahme. Die beiden Chromatophoren strecken sich stark und leiten damit ihre erst später erfolgende Einschnürung ein.

Im Anfang des Teilungsvorganges nimmt dann der Zellkern an Umfang zu, dehnt sich aus und rundet sich ab. Es treten größere und kleinere kugelige »Chromatinmassen« im Kerne auf, die wie das Kernkörperchen die Farbe speichern. Meist, vor allem wenn erst wenige vorhanden, sind einige dem Nucleolus genähert oder ihm dicht angelehnt. Ja, in einigen Fällen möchte es bei oberflächlicher Betrachtung scheinen, als ob sie mit ihm eine Masse bildeten. Bei verschiedener Einstellung erkennt man dann, daß diese Chromatinmassen teilweise unter oder auf dem Nucleolus liegen, nur vereinzelt ist eine scharfe Grenze zwischen ihnen und dem Kernkörperchen nicht klar zu sehen. Später scheinen sie sich im Kern mehr zu verteilen. Wir erhalten so Kerne, die neben ihrem Nucleolus 2, 3, 5 . . . 12, 17, 18, 20 und nur selten mehr von diesen noch ungleich großen Chromatinmassen enthalten. Die Kernmembran ist deutlich vorhanden, der Nucleolus bis zuletzt tief gefärbt und scharf umrissen (Fig. 3 a bis d.)

Schließlich wird die Kernmembran aufgelöst, und das Kernkörperchen, das in der Bildung der Chromatinmassen nicht vollständig aufgegangen ist, verschwindet. Auf jeden Fall ist es in den folgenden Stadien der Prophase nicht mehr zu sehen. Jetzt befinden sich zirka 18 bis 20 tief gefärbte Chromosomen an der Stelle des früheren Kernes zwischen den nun etwas auseinandergerückten Chromatophoren. Sie liegen frei, in eine protoplasmatische Grundmasse eingebettet, und sind nun ungefähr gleich groß, würfel- oder breit-stäbchenförmig (Fig. 4).

Vielleicht wird die Kernmembran vor dem Kernkörperchen aufgelöst, denn ein leider nur einmal beobachtetes Stadium (Fig. 5) zeigte den typischen Nucleolus mit zirka 38 Chromatinmassen frei im Zentrum der Zelle liegend. Andererseits könnte es sich hier aber auch um einen besonderen Reichtum an Chromatin handeln und damit das lange Erhaltenbleiben des Nucleolus und gleichzeitig die ausnahmsweise hohe Zahl der Chromatinmassen zu erklären sein.

Aus diesen rein morphologischen Beobachtungen würde ich noch keine weitere Deutung über die Entstehung der Chromosomen herauszulesen wagen, wenn nicht die schon oben ausführlicher behandelte mikrochemische Untersuchung des Kernes zu Hilfe käme. Um nun noch über die Verhältnisse der ersten Stadien der Prophase Aufklärung zu erlangen, wurde eine Gruppe nächtlich fixierter Cylindrocystiszellen, in der Teilungsstadien schon früher nachgewiesen waren, mit konzentrierter Salpetersäure fünf Minuten lang behandelt und dann gefärbt. Nach längerem Suchen konnten eindeutige Kerne gefunden werden, die neben dem Negativ des Nucleolus mehrere kleine Negative zeigten. Es unterliegt mir keinem Zweifel, daß es sich hier um Kerne der Prophase handelt. Fig. 6 gibt einen solchen Kern wieder, der an Stelle des gelösten Nucleolus ein deutliches, scharf umgrenztes Negativ aufweist, und im Kerngerüst befinden sich zum Teil in nächster Nähe desselben und von ihm teilweise bedeckt die kleineren Negative der Chromatinmassen. Daraus dürfte hervorgehen, daß diese »Chromatinmassen« der Prophase aus Nucleoproteiden, aus Chromatin bestehen, also aus der Substanz, die, wie wir schon oben sahen, im Nucleolus ihren Sitz hat.

Das vielfache Auftreten der größeren und kleineren Chromatinmassen in so unmittelbarer Nähe des Kernkörperchens gestattet daher die Vermutung, daß sie aus dem Nucleolus entstehen, indem dieser die in ihm enthaltene Chromatinsubstanz in Form jener Chromatinmassen, die sich dann später zu den Chromosomen umgestalten, langsam aus sich heraustreten läßt.

Die Annahme einer Beteiligung des Kernkörperchens an der Bildung der Chromosomen kehrt ja bei verschiedenen Autoren, die sich mit der Zellteilung von Conjugaten beschäftigt haben,

mehr oder weniger entschieden wieder. Indem ich auf die diesbezüglichen ausführlichen Zusammenstellungen von Mitzkewitsch (1898) und von Lutman (1911) verweise, sei hier nur an einige Angaben erinnert. Nach Moll (1893), Mitzkewitsch und Berghs (1906) soll im Kerngerüst von Spirogyra kein Chromatin oder nur sehr wenig enthalten sein, und bei der Teilung sollen alle Chromosomen unmittelbar aus dem Nucleolus gebildet werden. Berghs (1906, S. 63 bis 64) faßt seine Beobachtungen folgendermaßen zusammen: »Bientôt le nucléole perd son aspect homogène . . . il semble granuleux dans toute sa masse . . . . Au stade, où il paraît entièrement granulisé, le nucléole montre bientôt une diminution de colorabilité. . . . Seuls les filaments plus larges et plus deuses ont conservé toute leur affinité pour les colorants. Ce sont les chromosomes« und weiter unten »On voit que les chromosomes se dégagent du nucléole quiescent au sein duquel ils étaient contenus. Le réseau périnucléolaire n'est pas intervenu dans leur constitution. Pendant toute la durée des évolutions prophasiques décrites, ce réseau n'a pas changé d'aspect« (S. 65).

In einer erst neueren sehr interessanten Arbeit über die Teilung des Spirogyrakernes glaubt Miß Merriman (1913), daß die Chromosomen teilweise aus der Substanz des Nucleolus und teilweise aus der des Netzwerkes entstehen.

Bezüglich der Zygnemateilung schreibt Miß Merriman (1906, S. 45 bis 46): »As the nuclei pass from the quiescent to the active state, the centrally lying mass (nucleolus) disintegrates into small bodies; at the same time the granules lying at the periphery increase in size. . . . As the result of the disintegration of the central body and the growth of the other granules, there may be seen lying within the nucleus twenty or more granules (chromosomes).«

Escoyez (1907) hat ebenfalls Zygnema untersucht und glaubt sicher zu sein, daß die Chromosomen morphologisch nicht aus dem Kernkörperchen entstehen. Sie nehmen ihren Ursprung im Kerngerüst, aber er kann nicht abstreiten, daß der Nucleolus vielleicht die Chromatinmasse ergänzt. »Jamais nous ne voyons le nucléole se décomposer en un certain nombre de granules chromatiques qui donneraient des chromo-

somes, ainsi que le décrit dans son matérial Miß Merriman... Il n'y a donc certainement pas de rapports morphologiques entre le nucléole et les chromosomes. Si par conséquent le nucléole contribue à l'édification des chromosomes ce ne peut être qu'en leur cédant de la substance. Les figures semblent parler en faveur de ces relations entre nucleolus et chromosomes, déjà admises pour plusieurs objets« (S. 359).

Über die Desmidiaceen liegt erst die Arbeit von Lutman (1911) vor, der die Closterienteilung untersuchte. Er schreibt S. 418:

»The apparently small quantity of chromatin in the reticulum, combined with the small size of the chromatin granules observed on it as compared with the density and size of the spireme would certainly lead one to suspect, however, that the material from the diminished nucleolus was being transferred to it. Of one fact there can be no question, and that is that the substratum of the spireme itself arises in the extranucleolar part of the nucleus and not as . . . others have found in Spirogyra, inside the nucleolus«, und weiter unten, S. 424 bis 425 heißt es: »the chromosomes do not come morphologically from the nucleolus, there is a possibility that part of the material from that body goes to form them«. So nähert sich Lutman wieder mehr der Auffassung von Escoyez über Zygnema.

Auch bei Cylindrocystis kann von einer solchen morphologischen Herausgestaltung der Chromosomen aus dem Nucleolus, wie sie für Spirogyra beschrieben ist, nicht die Rede sein. Dagegen dürfte aber, wie wir schon oben sahen, das Kernkörperchen als Sitz des Chromatins die Substanz zu ihrer Bildung liefern und diese langsam in Gestalt jener kleinen »Chromatinmassen«, die sich dann später zu den Chromosomen umformen, aus sich heraustreten lassen.

Ob nun neben dem Chromatin noch eine andere Substanz in dem Nucleolus enthalten ist, wie es Meunier und vor allem Mitzkewitsch (1898) und Berghs (1906) für Spirogyra annehmen, ist schwer zu entscheiden. Es spricht nichts Wesentliches dafür, aber auch nichts dagegen. Die protoplasmatische Grundmasse, in welche die Chromosomen während der Prophase und der Metaphase eingebettet sind, dürfte vor allem die

Substanz des Kerngerüstes darstellen. In ihr könnte ja theoretisch eine zweite Nucleolenmasse verteilt sein, aber es ist nichts zu beobachten, was an die Verhältnisse bei Spirogyra erinnerte.

Wie schon gesagt, zeigt der Gametophyt, die vegetative Zelle von Cylindrocystis, 18 bis 20 Chromosomen, wovon mir 20 die richtige Zahl zu sein scheint. Denn in der Prophase wurden 18, 20, 19, 20, 19—20, 20, 20, 20, 20 Chromosomen, in der Metaphase wurden $2\times(9—10)$, 2×10, 2×10, 2×10, 2×10 Chromosomen und in der Anaphase wurden $2\times(10+10)$, $2\times(10+10?)$ und $2\times(9—10)+2\times(9—10)$ Chromosomen gezählt. Wir nehmen also 20 als die haploide Chromosomenzahl an. In dem einen schon erwähnten Falle der beginnenden Prophase fanden sich ca. 38 größere und kleinere Chromatinmassen neben dem Nucleolus. Sonst wurden nur 20 bis 23 als Höchstzahl beobachtet. Ob hier oder überhaupt nicht alle Chromatinmassen zu Chromosomen werden, was ja nicht zu sein braucht, oder ob einige sich vorher zur Bildung der bestimmten Zahl 20 vereinigen, muß ebenso wie bei Zygnema, wo Miß Merriman (1906) ähnliche Verhältnisse fand, unbestimmt bleiben. Im Laufe der allmählichen Herausgestaltung der einzelnen Chromosomen muß dann auch die verschiedene Größe der einzelnen Chromatinmassen ausgeglichen werden.

Die Chromosomen rücken dann immer mehr zusammen und ordnen sich zu einem sich nach und nach schließenden Ringe an (Fig. 7). Die so entstandene, verhältnismäßig breite Kernplatte steht senkrecht zur Längsachse der Zelle zwischen den beiden Chromatophoren (Fig. 8). In der oberen Reihe sind die einzelnen Chromosomen, meist zehn an der Zahl, deutlich sichtbar, in der unteren sind sie oft weniger scharf und verschwommen. Die einzelnen Chromosomen haben die Gestalt von kleinen, breiten Stäbchen oder Würfeln. Von Spindelfasern ist nichts mit Sicherheit zu sehen. Auch am lebenden Objekt, an dem die Äquatorialplatte mit den einzelnen Elementen sehr deutlich hervortritt, ist nichts Derartiges zu beobachten. Die Kernplatte ist in ein feines, gleichmäßig körniges Plasmagerinnsel eingebettet, das sich wie ein Band in ungefähr Spindelbreite zwischen den beiden Chromatophoren hinzieht und sich von dem übrigen Plasma nur durch seine größere Dichte unterscheidet.

Über die Art der Entstehung der Tochterchromosomen läßt sich bei der Kleinheit der Objekte wenig aussagen. Die günstigsten Präparate dieses Stadiums zeigen eine Doppelplatte, deren oberer Teil zwei Reihen von je zehn Tochterchromosomen erkennen läßt. Die einzelnen Elemente der einen Reihe liegen, wo deutlicher zu beobachten, dicht unter denen der anderen, und es erweckt so den Anschein, daß sie durch bloße Querteilung entstanden sind (Fig. 9).

Während der Anaphase treten die beiden Platten der Tochterchromosomen mehr und mehr auseinander (Fig. 10), bis sie am Rande je eines Chromatophores angelangt sind. Hier löst sich jeder Ring in eine Gruppe unregelmäßig liegender Elemente auf, und die immer lichter gewordene Plasmabrücke, in welche die Kernplatte eingebettet war, zieht sich auch nach jenen Stellen, den beiden Polen, zurück. Die Zahl der einzelnen Tochterchromosomen nimmt dann immer mehr ab. Von ihrer Zusammenlagerung, einer Neuformierung des Nucleolus aus ihnen, wie es z. B. Berghs (1906) für Spirogyra annimmt, ist nichts zu sehen. In Fig. 11 sind auf der einen Seite 16, auf der anderen 12 Tochterchromosomen zu erkennen. Andere Objekte zeigen neun und elf, oder acht bis neun und sechs bis sieben, oder drei bis sechs und zwei bis drei. So nehmen die einzelnen Elemente ab. Sie dürften aufgelöst werden.

Schließlich läßt eine tiefgefärbte Masse zunächst noch ohne scharfen Umriß und ohne Andeutung eines Kernkörperchens den in Neubildung begriffenen Tochterkern erkennen. In ihm dürften jetzt Entmischungsvorgänge stattfinden, durch welche die fein verteilte, auf jeden Fall nicht in sichtbarer Form auftretende Chromatinsubstanz wieder im Nucleolus aufgespeichert wird. Als Resultat der Telophase liegen dann zwei mit einem deutlichen Kernkörperchen und einem feinen, körnigen Gerüstwerk versehene Tochterkerne vor oder auf den Enden der beiden Chromatophoren. Sie sind scharf umgrenzt und nehmen bald an Umfang etwas zu. In sehr vereinzelten Fällen zeigen sie noch einige kleine Granula, vielleicht Reste der Chromosomen.

Hand in Hand mit dem Kerne teilen sich die beiden Chro-

matophoren der Cylindrocystiszelle mit ihren Pyrenoiden. Diese Teilung wird bereits vor den Stadien der Prophase damit eingeleitet, daß sich die Chromatophoren immer mehr strecken. Hierdurch erreichen die schon an und für sich länglichen Pyrenoide eine beträchtliche Längenzunahme. Die Farbe wird schließlich nicht mehr gleichmäßig von ihnen aufgenommen. An den Enden der Pyrenoide wird meist tiefer gespeichert als nach der Mitte zu. Hierauf schnüren sie sich nach und nach ein und nehmen eine mehr biskuitförmige Gestalt an. Die umgebende Stärkemasse, die aus einzelnen Körnern besteht, die nur durch zarte, kaum sichtbare Chromatophorenstränge getrennt sind, dehnt sich gleichzeitig der Längsstreckung des Amylumherdes entsprechend. Ist dann das Pyrenoid in der Mitte etwas eingerissen, so dringt die Stärkemasse in die Einschnürung weiter vor, um nach vollendeter Teilung die Tochterpyrenoide langsam auseinanderzurücken.

Im engsten Zusammenhang mit der Pyrenoidteilung steht die Teilung der Chloroplasten selbst. Durch die Dehnung der Chromatophoren sind natürlich die einzelnen Chromatophorenlappen besonders in der Mitte auseinandergehoben worden. Aber die Einschnürung erfolgt in der Regel erst kurz nachdem die Amylonherde eingerissen sind und meist in gleicher Höhe mit diesen. Nur in selteneren Fällen tritt sie gleichzeitig oder gar früher ein, so daß dann die Tochterchromatophoren bloß noch durch das Pyrenoid zusammenhängen. Diese Vorgänge sind nur an chlorophyllärmeren Zellen deutlicher zu sehen, wo die Zahl der einzelnen Lappen geringer ist und so die Einrißstelle nicht verdeckt wird. So weit ist der Teilungsvorgang der Chloroplasten meist gediehen, wenn sich die Tochterkerne gebildet haben. Später scheinen sich die Tochterpyrenoide wieder etwas zu kontrahieren. Der Stärkering wird vollständig geschlossen und die lappige Gestalt der Tochterchromatophoren an der Einrißstelle langsam regeneriert. — Nun beginnt die Wanderung der jungen Kerne nach ihrem zukünftigen Lagerungsorte zwischen den frisch geteilten Chloroplasten. Vom Zentrum der Zelle aus geht der Weg zunächst zur Membran und dann an ihr entlang erst vor die Einschnürungsstelle, da die neuen Teilstücke der Chromatophoren meist noch eng anein-

andergedrängt sind (Textfig. 2). Mit ihrem Auseinanderweichen tritt der Kern an seinen Platz. Die gleiche Richtung brauchen die Tochterkerne auf ihrem Wege nicht einzuschlagen. Dieser kann auf der einen Zellseite, jener auf der anderen wandern, dieser über, jener unter den seitlichen Chromatophorenlappen entlang. Ob sich die jungen Kerne nun passiv, durch irgendwelche Plasmaströmung an ihren zukünftigen Ort bringen lassen, oder ob sie sich aktiv, gewissermaßen amöboid bewegen, wie es Lutman (1911) für Closterium angibt, ob es sich endlich um einen Fall der Chemotaxis handelt, das ist schwer zu sagen. An natürlichen Objekten ließ sich jedenfalls nichts darüber entnehmen, und die verschiedene Gestalt der Tochterkerne auf ihrem Wege sowohl wie vor der Chromatophoreneinschnürungsstelle braucht noch kein bestimmter Hinweis auf eine amöboide Bewegung zu sein.

Textfig. 2. Kernwanderung: Die beiden Tochterkerne vor der Chromatophoreneinschnürungsstelle. Alkohol fixiert am 22. Oktober 1912 $11^1/_2$ Uhr nachts.

Bald nachdem der Tochterkern vor oder an seinem Bestimmungsorte angelangt ist, tritt die Querwand ähnlich wie bei Spirogyra, Zygnema und Closterium von der Mutterzellwand ausgehend auf. Durch allmähliche Spaltung derselben trennen sich beide Teile der Doppelzelle zu selbständigen neuen Individuen (Textfig. 3).

Eine vollständige Neubildung der Membran, wie sie von Wisselingh (1912) für Closterium usw. annimmt, konnte ich nicht beobachten. Wenn auch Buchheim[1]) bei seiner Kultivierung von Cylindrocystis in 7 bis 10%iger Zuckerlösung eine Membranneubildung der einzelnen Tochterzellen innerhalb der ehemaligen, verschleimten Wand fand, so dürfen diese Fälle wohl nicht ohne weiteres auf normal lebende Individuen übertragen werden.

[1]) In seiner erst später erscheinenden Arbeit.

Wie erwähnt greifen in der Zelle Kernteilung und zweifache Pyrenoid-Teilung mit entsprechender Chromatophoreneinschnürung Hand in Hand. Die beiden Tochterpyrenoide sind in der Regel schon langgestreckt, wenn der ruhende Kern sich zur Teilung anschickt, und mit der Bildung der Tochterkerne ist die Einschnürung der Chromatophoren mit ihren Amylonherden meist beendet. Eine entsprechende Regulation dieser Vorgänge dürfte irgendwie bestehen, jedenfalls theoretisch zu fordern sein. Doch es kommen auch Ausnahmen vor, wo das feine Zusammengreifen der einzelnen Prozesse eine Störung erfahren hat. Es wurden Zellen beobachtet, die ein Pyrenoid mit dem entsprechenden Chromatophor geteilt zeigten, das andere war noch ungeteilt oder in Teilung; Zellen, die schon vier Chromatophoren mit einem noch vollständig ruhenden Kern enthielten, und auf der anderen Seite Doppelzellen mit zwei Tochterkernen, die aber auf die Teilung des Pyrenoids und des Chromatophores noch warten müssen, ja die Tochterzellen hatten sich schon getrennt und das Pyrenoid war noch in Ruhe. Auch die Membranbildung tritt nicht immer gleichzeitig auf. Aber alle diese Fälle sind Seltenheiten und fallen nur bei der großen Masse der untersuchten Objekte auf.

Textfig. 3. Die beiden Tochterzellen. Alkohol fixiert am 22. Oktober 1912 $11^1/_2$ Uhr nachts.

B. Befruchtung bei Cylindrocystis, Reifung und Keimung der Zygoten.

Nachdem wir so die vegetative Zelle und ihre Teilung kennen gelernt haben, wollen wir nun zur Zygote übergehen. Es soll unsere Aufgabe sein, das ganze Schicksal der Zygote, ihre Entstehung, ihre weitere Ausreifung und schließlich ihre Keimung zu verfolgen.

1. Die Befruchtung bei Cylindrocystis

a) Kopulationsversuche.

Schon vielfach wurden Versuche beschrieben, in denen man durch bestimmte äußere Bedingungen den Conjugationsprozeß glaubte ausgelöst zu haben. Die bei mehreren Conjugaten angewandten Methoden wurden nun auch bei Cylindrocystis zum Teil unter den verschiedensten Kombinationen untersucht.

Nach Klebs (1896) soll starke Belichtung, unter Umständen direkte Besonnung die Conjugation anregen, die dann durch Zusatz von organischen Stoffen, wie Rohrzucker, noch begünstigt wird. Die entsprechenden Versuche an Cylindrocystis schlugen fehl, selbst das Klebssche Versuchsobjekt, Closterium, gab keinen Erfolg.

Den Spirogyra-Versuchen Beneckes (1909) entsprechend wurden Cylindrocystis-Kolonien, bei welchen in der Natur vereinzelt junge Zygoten aufgetreten waren, in Nährlösungen, denen stickstoffhaltige Stoffe fehlten, weiter gezogen. Aber eine Zunahme der Conjugation blieb aus. Versuche mit rein vegetativen Kulturen waren erst recht erfolglos.

Pringsheim (1912) hat kürzlich Cylindrocystis in einer Lösung kultiviert und dann bald verschiedene Stadien der Kopulation gefunden. Wenn er selbst damit auch keine spezielle Kopulationslösung geben wollte, so wurden doch Versuche mit jener Flüssigkeit angestellt. Aber eine Kultur, die sehr vereinzelte Zygoten zeigte, wurde durch sie nicht zu weiterer Conjugation angeregt.

Nach diesen kurzen Angaben will ich verzichten, näher auf die zahlreichen Versuche einzugehen, da eindeutige, positive Resultate eben nicht erzielt wurden. Die Kulturen wuchsen alle, namentlich anfangs gut vegetativ weiter, aber die gewünschte Conjugation wurde nicht ausgelöst. Bis jetzt dürfte noch das, was Benecke (S. 533) für seinen besonderen Fall schreibt, weitere Gültigkeit haben: »Umgekehrt hat man allerdings noch nicht mit Sicherheit gelernt, Spirogyren, die kräftig vegetativ wachsen, jederzeit zur Kopulation zu veranlassen; dazu ist vielmehr „Kopulationsstimmung“ nötig . . . Diese Stimmung der Alge auszutreiben ist man also jederzeit imstande, sie zu erwecken gelingt nicht immer.«

Erwähnt sei hier noch, daß auch Kulturversuche auf festem Boden, besonders auf Agar, angestellt wurden. Benutzt wurde eine anorganische Nährlösung, wie sie Beyerinck (Küster, S. 107) angab:

100 ccm dest. Wasser
0,05 g $NH_4 NO_3$
0,02 g $KH_2 PO_4$
0,02 g $Mg SO_4$
0,01 g $Ca Cl_2$
Spur $Fe SO_4$

Dazu kamen 2 g Agar, gut ausgewaschen.

Geimpft wurde nach dem Strichverfahren, seltener durch Aufschwemmung. Bakterienfreie Kulturen zu gewinnen machte ich nicht zu meiner Aufgabe. Dagegen wurden artreine Kulturen bald erzielt. Die Cylindrocystiszellen (auch Penium cucurbitinum, Closterium usw.) wuchsen sehr gut an und bildeten schöne, rundliche Kolonien von unregelmäßig zusammenliegenden Zellen, gerade so, wie sie Pringsheim (1912, Tafel 10, Figur 5) für seinen Algenboden abbildet. Die Zellen sahen ganz normal aus. Nur in einigen Fällen traten vereinzelt Gruppen von fadenförmigen Gebilden auf. Bei ihnen waren die sonst länglichen Pyrenoide in zahlreiche rundliche zerfallen. Scheidewände, welche die fadenbildenden Formen in mehrere Zellen geteilt hätten, wurden nicht angelegt, obwohl meist zwei bis vier Kerne in ihnen beobachtet wurden. Einige bessere Kulturen haben sich jetzt zwei Jahre gehalten. Aber das Wachstum ist, wenn auch andauernd, so doch zu langsam, als daß die Kultur als Materialquelle für Teilungsstudien in Betracht kommen könnte. Kopulation wurde nicht beobachtet.

b) Das Zygotenmaterial.

Mit der Ergebnislosigkeit des Versuches, die Zygoten durch bestimmte Kultivierung zu erzielen, war man nun ganz auf die natürlichen Fundorte der Alge angewiesen. In den Hochmooren werden ja vereinzelte Cylindrocystiszygoten, besonders im Frühjahr und Spätherbst, häufiger angetroffen. Aber die für Reifungs- und Kernteilungsstudien an nicht gerade einfachen Objekten so notwendige Menge, die Zygoten-Reinkultur, ist

äußerst selten zu finden. Zeigten doch z. B. von über 120 im Laufe des Herbstes 1912 eingesammelten guten Cylindrocystiskolonien elf sehr vereinzelt und nur zwei zahlreiche Zygoten. Die Conjugation tritt in der Natur nur in einzelnen Kolonien auf, und da wird sie meist nur von wenigen, seltener von einer größeren Zahl von Individuen ausgeübt. »Conjugationsepidemien« waren wenigstens zu der Zeit, während der ich die Moore untersuchte — von Ostern 1912 bis 1914 — nur sehr selten zu beobachten. Es ist eben nicht so, daß in der Natur mit zunehmender Trockenheit im Sommer und mit eintretender Kälte im Winter Zygotenbildung auftreten müßte und die einzelnen Arten nur durch diese Dauerzustände die ungünstigen Zeiten ertragen könnten. Die einzelnen vegetativen Zellen von Cylindrocystis, ja ganze Flocken, frieren im Winter im Eis ein, oder suchen Schutz am Grunde der zugefrorenen Tümpel, und im Sommer kann man reichlich lebensfähige Zellen im Schlamme der ausgetrockneten Lachen finden, solange er nicht zu viel Feuchtigkeit verloren hat. Strenge Winter dürften von den vegetativen Zellen leichter ertragen werden als allzu trockene Sommer.

Die Zygotenkulturen wurden ebenfalls im »Originalwasser des Fundortes« gelassen und ein bis zwei Monate an hellen Fensterplätzen zur Ausreifung der Zygosporen aufbewahrt. Eine bemerkenswerte Zunahme der Kopulation trat nur in sehr vereinzelten Fällen ein, und nur bei den Kolonien, in denen in der Natur die Conjugation in größerer Zahl aufgetreten war und sich noch in dem Anfangsstadium befand. Den größten Teil der Kulturen ließ ich dann in Glasschalen langsam austrocknen.

Fixiert wurde mit absolutem Alkohol, ausnahmsweise auch mit vom Rath. Die Färbung geschah mit Eisenhämatoxylin. Um das Eindringen des Farbstoffes durch die dreihäutige Membran zu ermöglichen, wurden die Zygoten, nachdem sie mit Eiweiß auf dem Objektträger aufgeklebt waren, »leicht gequetscht«, wie das ja bei Zygotenstudien üblich ist.

c) Die Befruchtung.

Die Befruchtung, wie sie an natürlichen Objekten zu beobachten ist, wurde bereits von de Bary (1858) eingehend be-

schrieben und ist dem nicht mehr viel hinzuzufügen. Schon er weist darauf hin, daß meistens kleine, scheinbar erst vor kurzem durch Teilung entstandene Zellen die Conjugation zeigen. Die verhältnismäßig geringe Streckung der Pyrenoide verschmelzender Zellen im Vergleich zu denen ausgewachsener Zellen ist in dieser Hinsicht besonders auffallend.

Auch bei verschiedenen Desmidiaceen sind es vorwiegend jüngere Zellen, die kopulieren. So sind z. B. bei vielen Closterium- und Micrasterias-Arten die um die Zygoten herumliegenden leeren Membranen der Gameten noch vollständig unentwickelt, die eine Hälfte ist wesentlich kleiner als die andere. Die Frage, ob nun bei jenen Desmidiaceen Schwesterzellen conjugieren, wie de Bary annimmt, bedarf meines Erachtens einer erneuten Prüfung.

Nachdem die beiden Kopulationsfortsätze der parallel oder seltener gekreuzt nebeneinander liegenden Gameten vereinigt und ihre Berührungsflächen aufgelöst sind, dehnt sich der Kopulationsschlauch gleichmäßig nach oben und unten aus. Auf diese Weise werden die kopulierenden Zellen auseinandergeschoben, und dadurch kommt die Längsachse der Zygote meist senkrecht zur Richtung der conjugierenden Mutterzellen zu stehen. Die viereckige Zygote wird anfangs nur von der gemeinsamen Muttermembran umgeben. Die vier Chromatophoren liegen in gleichen Abständen von den vier Ecken der Zygote. Sie stoßen mehr oder weniger fest aneinander, bloß im Zentrum wieder einen gemeinsamen Raum, eine »Vakuole« freilassend, in dem schon de Bary die Kerne beobachtete. Anfangs ist der Inhalt gleichmäßig grün gefärbt, später immer dunkler werdend. Der Kopulationsprozeß scheint nicht wie bei verschiedenen Spirogyren (Spirogyra communis nach Overton) an die Nachtzeit gebunden zu sein, sondern tags und nachts vor sich zu gehen.

In einer kurzen Notiz führte Archer (1874), leider ohne Abbildung, einen Fall vor, wo eine Cylindrocystisart — nach seiner Ansicht Cylindrocystis Brebissonii —[1]) eine Doppelzygote bildete,

[1]) Eine Verwechslung mit Cylindrocystis diplospora Lund (Penium diplosporum Jacobs) scheint mir wenig wahrscheinlich, da die Zellen jener Art in der Mitte eingeschnürt sind, weshalb sie zeitweise zur Gattung Penium gerechnet wurden; zudem hatte sich Archer schon vorher eingehend mit der Familie der Mesotaeniaceen beschäftigt, kannte also ihre wichtigsten Vertreter.

so wie sie bei einigen Penien, Spirotaenien usw. beobachtet wird, und durch paarweise Conjugation zweier sich vorher teilender Gameten entsteht. Er glaubt nun, daß Cylindrocystis Brebissonii auf zwei Weisen kopuliert, einerseits eine einzige Zygote und andererseits, in selteneren Fällen, eine Doppelzygote erzeugt. In Kulturen mit jüngeren Conjugationsstadien habe ich niemals eine solche Doppelzygotenbildung beobachtet. Dagegen habe ich mehrmals zwei benachbarte, reife Zygoten gefunden, die mit ihren in Färbung und Struktur übereinstimmenden Membranen meist gegeneinander abgeplattet, dicht aneinander lagen und gleiche Gestalt und Größe aufwiesen. Auch inhaltlich zeigte sich Übereinstimmung, da in beiden Zygoten die Chromatophoren gleich stark kontrahiert und die Pyrenoide und Stärkeringe gleich weit reduziert waren. Wenn diese vereinzelten, erst in reifem Zustand aufgefundenen, scheinbar durch Gallerte verbundenen Zygoten auch nicht ohne weiteres auf eine Doppelzygotenbildung schließen lassen, so ist doch die Möglichkeit einer paarweisen Kopulation nicht von der Hand zu weisen. Auf jeden Fall dürfte aber die Doppelzygotenbildung bei Cylindrocystis eine sehr seltene, eine Ausnahmeerscheinung sein, so interessant sie auch wäre, im Hinblick auf diejenigen Formen von Penium und Spirotaenium, bei denen dieser Kopulationsmodus regelmäßig stattfindet.

Nachdem de Bary (1858) bereits die beiden Gametenkerne in der jungen Zygote[1]) beobachtet hatte, sah Klebahn (1888) als erster an einem gefärbten Präparat ihre Verschmelzung. Auf Taf. VII, Fig. 21 seiner kurzen Mitteilung gibt er eine Zygospore wieder, die einen Kern mit noch beiden Nucleolen zeigt.

In ganz jungen Zygoten liegen die Gametenkerne anfänglich noch zwischen ihren Chromatophoren wie in der vegetativen Zelle. Jedoch bald begeben sie sich nach der Mitte. Sie lagern sich meist direkt aneinander und platten sich an den Berührungsstellen ab. Diese Zusammenlagerung dauert bei Cylindrocystis nicht lange. Die Grenzlinie zwischen beiden Kernen verschwindet.

[1]) Wenn er auch »Andeutungen zweier oder eines Zellkernes« in der reifen Zygote wahrgenommen haben will, so dürfte das auf einem Irrtum beruhen, da in ihr die Kerne schon verschmolzen sind und der Zygotenkern durch die dicke Membran und das reichliche Öl verdeckt wird.

Der anfänglich ziemlich große Verschmelzungskern kontrahiert sich bald etwas (Fig. 12—14). Die Vereinigung vollzieht sich schon, bevor die zweite Membran gebildet wird. Sie tritt also, wie bei den meisten Zygnemen, gleich nach der Kopulation ein. Bei den Spirogyren findet sie bekanntlich später, während oder nach der Bildung des Mesospors statt, ebenso bei Mesocarpus (Klebahn), und bei den Desmidiaceen erfolgt sie erst nach der Ruheperiode, vor der Keimung.

Auffallenderweise fehlt dem Zygotenkern von Cylindrocystis das Kernkörperchen. Während der Kern der vegetativen Cylindrocystiszelle einen deutlichen, verhältnismäßig großen Nucleolus besitzt, ist ein solcher in den Kernen der reifen Zygoten nicht zu finden (Fig. 16, 17). Bei allen anderen bis jetzt untersuchten Zygoten der Conjugaten zeigten die Kerne eindeutige Nucleolen.

In der Regel sind die Kernkörperchen in den beiden Gametenkernen noch deutlich zu beobachten, und in dem jungen Verschmelzungskern kopulieren sie miteinander wie bei Spirogyra, Zygnema und Closterium.

Aber der so gebildete »Verschmelzungsnucleolus« verschwindet bald, noch bevor die zweite Zygotenhaut angelegt wird. Manchmal ist der Nucleolus bereits in den Gametenkernen nicht mehr deutlich, sondern nur noch als ein sehr kleines Gebilde schwach zu sehen, ja manchmal fehlt er schon hier. In den Kernen der reifen Zygosporen wurde in keinem Falle ein eindeutiger Nucleolus wahrgenommen, auch nicht in den Zwei- und Vierkernstadien während der Keimung. Erst in den Kernen der Keimlinge tritt er wieder auf. Der ganze Zygotenkern stellt ein scharf umgrenztes, feinkörniges Gerinnsel dar. Er speichert viel tiefer Farbe als der Kern der vegetativen Zelle bei gleicher Behandlung, und es hat den Anschein, daß das Chromatin hier im ganzen Kerne gleichmäßig verteilt ist.

Der Durchmesser des rundlichen Zygotenkernes beträgt gewöhnlich 5 μ, also ungefähr die Hälfte des Durchmessers des vegetativen Zellkernes. Bei mehr ovalen Zellkernen sind die Größenverhältnisse etwa 5 : 3 oder 4 μ. Die Größenverminderung des Zygotenkernes dürfte durch Wasserverlust mitbedingt sein und ihre ökologische Bedeutung in einem Schutz des Kernes während der Ruheperiode liegen.

Wie der Vermischungsvorgang des im Nucleolus enthaltenen Chromatins mit der Substanz des Kernes im einzelnen vor sich geht, ist schwer festzustellen. Auch konnte nicht die genügende Menge der ganz jungen Conjugationsstadien zur Untersuchung aufgefunden werden. Doch dürften Kerne, wie sie in Fig. 15 abgebildet sind und mehrfach angetroffen wurden (vergl. Fig. 12), Glieder jenes Prozesses sein. Der Verschmelzungskern zeigt hier neben dem deutlichen Nucleolus mehrere, wie er tief gefärbte, kugelige Massen. Diese Bilder erinnern nun stark an die betreffenden Stadien der Prophase während der Teilung der vegetativen Zelle. Doch bleiben hier die vielleicht auf gleiche Weise aus dem Kernkörperchen heraustretenden, oder durch bloßes Zerfallen desselben entstehenden »Chromatinmassen« nicht erhalten, sondern werden weiter mit der Substanz des Kerngerüstes vermischt. Auf jeden Fall scheint sich der Vermischungsvorgang wegen des sehr seltenen Auftretens dieser Stadien rasch abzuspielen.

Durch die mikrochemische Untersuchung hinter den Verbleib des Chromatins zu kommen, ist nicht eindeutig gelungen. Es wurden fixierte, aufgedrückte Zygoten 5 bis 10 Minuten mit konzentrierter Salpetersäure behandelt und später gefärbt. Die Kerne waren deutlich vorhanden, kaum oder gar nicht geschrumpft und hatten mehr oder weniger stark die Farbe gespeichert. Allerdings waren sie in der Regel nicht so tief gefärbt wie sonst. Im Kern der vegetativen Zelle ist das Chromatin im Nucleolus in größerer Menge vereint und läßt daher hier nach der Lösung ein deutliches Negativ zurück. Im Zygotenkern dürfte es zu fein verteilt sein, um im Kerngerüst, das ja so wie so Farbe aufnimmt, auf diese Weise in Form von kleinen Negativen wahrgenommen werden zu können. Aber vielleicht weist die geringere Färbbarkeit der mit der Säure behandelten Zygotenkerne darauf hin, daß die ganze Kernmasse Substanz, eben Chromatin, verloren hat.

2. Die Reifung der Zygoten.

In den ersten sechs Wochen nach der Conjugation finden mehrere Veränderungen in der Zygote statt, die als Reifungserscheinungen zusammengefaßt werden.

a) Ölbildung.

Bekanntlich wird in den Zygoten von Spirogyra, Zygnema und denen der Desmidiaceen die vorhandene Stärke während der Reifung in Öl verwandelt, das vor der Keimung wieder in Stärke umgesetzt wird. Die gleichen Vorgänge finden auch bei Cylindrocystis statt. Werden junge Zygoten mit Jodjodkalium behandelt, so treten vier große, homogen schwarz erscheinende Flecken auf, daneben zahlreiche kleinere, dunkle Körner. Das zeigt, daß neben der reichlich vertretenen Pyrenoidstärke der beiden Chromatophorenpaare noch eine Menge Stromastärke vorhanden ist. Öl ist zunächst nicht oder nur sehr wenig zu beobachten. Reift die Zygote nun allmählich heran, so nimmt die durch Jodjodkalium sich schwarz färbende Masse immer mehr ab, während mit Osmiumsäure mehr Öl nachzuweisen ist. Die Stromastärke verschwindet zuerst. Dann wird die Stärkehülle der Pyrenoide langsam abgebaut. In reifen Zygoten war mit Jod keine Stromastärke und nur noch sehr wenig Pyrenoidstärke deutlich nachzuweisen, während die tiefe Färbung mit Osmiumsäure reichlich Öl anzeigte. Diese Umwandlung ist in den Hauptzügen nach etwa 4 bis 6 Wochen beendet. Der Überführung der Stärke in Öl dürfte die ökologische Bedeutung eines Kälteschutzes der Zygote zukommen. Doch diese Deutung ist, wenn auch mehrfach in der Literatur angegeben, noch nicht sicher bewiesen.

Der vollständige Verlust der Pyrenoidstärke tritt nur dann ein, wenn auch die Pyrenoide gänzlich schwinden, was in allen Zygoten, die eine sehr lange Ruheperiode durchzumachen haben, im Laufe derselben, also nach der eigentlichen Reifungszeit allmählich stattfindet. Nur in den Zygoten, die schon im jungen Zustand der Austrocknung stark ausgesetzt sind, scheint Pyrenoid und Stärkering frühzeitiger, während der Reifung oder gleich darnach gänzlich rückgebildet zu werden.

b) Das Verhalten der Chromatophoren und Pyrenoide.

Wenn in den jüngeren Zygoten von Cylindrocystis die vier Chromatophoren auch nicht so lang gestreckt sind, wie in ausgewachsenen vegetativen Zellen, sondern mehr an diejenigen

der eben erst durch Teilung hervorgegangenen Tochterzellen erinnern, so sind sie doch im Vergleich zu denen der reifen Zygoten groß und mit kräftigem Pyrenoid und Stärkering versehen. Sie nehmen zunächst den größten Teil des Raumes der Zygoten ein und umgeben den im Zentrum gelegenen Verschmelzungskern meist symmetrisch (Fig. 16). Im weiteren Verlauf der Reifung nimmt ihr Umfang merklich ab. Ihre feine lappige Gestalt verschwindet allmählich. Sie schrumpfen teilweise recht stark zusammen und nehmen eine immer mehr gedrungene Form an. Am Ende der Reifungsvorgänge beobachtet man dann vier ungefähr gleichgroße Klumpen mit unregelmäßigem Umriß (Fig. 17).

Nicht immer sind die vier Chromatophoren am lebenden, reifen Objekt zu erkennen. Oft werden sie durch das Öl ganz verdeckt. In solchen Fällen wurde dann das auf den Chromatophorengehalt zu untersuchende Material ohne vorherige Fixierung in verdünntes Glycerin gelegt, wie das Tröndle (1907) angab, wobei die Zygoten nicht plasmolysiert wurden. Schon nach zirka zwölf Stunden waren sie durch diese Glycerinbehandlung aufgehellt. Man erkennt dann die Chromatophoren deutlich als ungefähr gleich große, rundliche Ballen von grüner Farbe.

Auch die Pyrenoide der Chromatophoren nehmen ab. Sie zerfallen oft in mehrere Teile, von denen einige scheinbar gelöst werden. Der Rest kontrahiert sich stark. So sind im Gegensatz zu früher nur noch sehr kleine Pyrenoide in den Chromatophoren der reifen Zygoten zu beobachten. In anderen Fällen sind sie noch stärker reduziert, nicht mehr deutlich wahrzunehmen, oder sie scheinen ganz zu fehlen. Auf jeden Fall speichern sie die Farbe nicht mehr so wie sonst. Ob die Pyrenoide hier ganz aufgelöst sind, ihre Substanz vielleicht fein verteilt ist, oder ob nur ihre Färbbarkeit durch irgendwelche stoffliche Veränderung abgenommen hat, vermag ich ebensowenig wie Klebahn, der zuerst die gleichen Verhältnisse bei den Closterien fand, bestimmt zu entscheiden. Doch möchte ich annehmen, daß es sich nur um einen vorübergehenden Verlust des Farbspeicherungsvermögens handelt. Erst in den Keimungsstadien treten die Pyrenoide allmählich wieder auf.

Die Abnahme der Pyrenoide ist in den einzelnen Zygotenkulturen verschieden. Nach meinen bisherigen Beobachtungen dürfte der Grad der Reduktion der Pyrenoide in Beziehung stehen zu der Art und zu der Länge der Ruheperiode, welche die Zygote durchzumachen hat. Sind die jungen Zygoten schon früh dem Austrocknen ausgesetzt, so geht die Reduktion rascher vor sich, als wenn sie sich in ihrem natürlichen Medium, dem Moorwasser, befinden und dort ihre Reife und erste Ruhe durchmachen. In sehr lange ruhenden Zygoten scheint sie mit der Zeit bis zum völligen Verschwinden der Pyrenoide fortzuschreiten. So hatten in anfangs feucht gehaltenen Zygoten die Pyrenoide zwar an Umfang stark abgenommen, aber sie waren als solche deutlich erhalten und zeigten einen schwachen Stärkering. Fünf bis sechs Monate konnten sie so beobachtet werden. Ruhten die Zygoten dann noch länger, so ging auch hier die Reduktion langsam weiter, bis Pyrenoide und Stärkering nicht mehr sichtbar waren. Zygoten, die gleich ziemlich trocken aufbewahrt wurden, zeigten in der Regel schon nach wenigen Wochen weder deutliche Pyrenoide noch Stärkeringe, oder diese waren nur sehr schwach angedeutet.

c) Die Zygotenmembran.

Nach de Bary (1858) besteht die Membran der Zygote von Cylindrocystis aus zwei Häuten. Eine dritte, die Innenhaut, hat er noch nicht beobachtet. Doch auch hier finden sich drei Häute wie bei Spirogyra, Zygnema und den Desmidiaceen. Exospor und Mesospor sind leicht zu erkennen, die innerste, das Endospor, nicht immer. Besonders in jüngeren Zygoten ist das Endospor undeutlich, in sehr lange ruhenden Zygoten, deren Inhalt geringer geworden, wird es klarer.

Wie schon erwähnt, ist die junge Zygote anfänglich von der gemeinsamen Membran der beiden Mutterzellen umgeben. Während der Reifung zieht sich nun der Inhalt der Zygosporen ein wenig zusammen und umgibt sich innerhalb der Muttermembran mit einer neuen, farblosen Haut, dem Exospor. Später tritt eine zweite Haut, das Mesospor auf, das anfangs gleichfalls hell erscheint. Es ist etwas dicker und nimmt bald eine gelbliche bis tief bräunliche Farbe an. Nur in ganz ver-

einzelten Fällen blieb es farblos. Die Außenfläche zeigt im ausgebildeten Zustande mehr oder weniger feine Rauhigkeiten. Doch nicht bei allen Zygoten ist das Mesospor granuliert, bei vielen erscheint es ganz glatt. Kurz nach der zweiten Haut wird die dritte, das Endospor angelegt. Es zeigt ungefähr die gleiche Dicke wie das Mesospor und ist hell bis schwach gelblich. Diese Entwicklung pflegt zwei bis vier Wochen nach der Kopulation beendet zu sein. Durch die Kontraktion des Zygoteninhaltes bei der Bildung der dreihäutigen Wand wird die die ganze Zygote anfänglich umgebende Muttermembran, besonders an den Ecken, etwas abgehoben. Vielleicht wird dieser Vorgang, wie auch de Bary annimmt, durch gleichzeitig ausgeschiedene Gallerte unterstützt. Die Muttermembran verschleimt dann allmählich und ist an länger ruhenden Zygoten nicht mehr zu erkennen.

Mikrochemische Untersuchungen zeigten bald, daß die dreihäutige Zygotenmembran von Cylindrocystis sich in ihrer Zusammensetzung eng an die von Spirogyra anschließt, welche von Tröndle (1907) eingehend studiert wurde.

Exospor und Endospor bestehen auch hier aus Zellulose. Sie werden durch konzentrierte Schwefelsäure, durch Kupferoxydammoniak gelöst und durch Chlorzinkjod blau gefärbt.

Werden Zygoten mehrere Stunden in konzentriertes Kaliumhydroxyd gebracht, so wird das Endospor von dem Mesospor abgehoben und dadurch deutlicher.

Das Mesospor ist undurchlässig für Farbstoffe. Fixierungsmittel, wie Alkohol, vom Rath, Jodjodkalium, Osmiumsäure und Chromsäure dringen ein. Die Unfärbbarkeit in Phloroglucin und Salzsäure und in Millonschem Reagenz zeigt, daß das Mesospor weder verholzt noch eiweißhaltig ist. Konzentrierte Schwefelsäure zeigt selbst bei drei- bis viertägigem Einwirken keine Lösung. Konzentrierte Chromsäure dagegen löst die Mittelhaut nach mehreren (fünf bis zehn) Stunden völlig, was unter dem Mikroskop direkt beobachtet werden konnte. Konzentrierte Kalilauge gibt nach mehrtägiger Behandlung keine Veränderung, kochende Kalilauge keine Verseifung. Diese Versuche zeigen, daß das Mesospor nicht verkorkt ist.

Das bisherige Verhalten legte es nun nahe zu prüfen, ob

wir hier in der Mittelhaut analog wie bei Spirogyra eine Zellulose-Grundlage vor uns haben.

Konzentrierte Salpetersäure entfärbt das Mesospor nach ein bis zwei Tagen. Die ursprüngliche gelbe Farbe ist dann geschwunden. Der bleibende farblose Bestandteil löst sich nun in konzentrierter Schwefelsäure nach mehreren Tagen vollständig. Je länger die konzentrierte Salpetersäure vorher einwirkte (ein bis zwei Wochen), um so rascher wurde der helle Membranrest in Lösung gebracht. Auch durch Kupferoxydammoniak wird der zurückbleibende Teil der Mittelhaut gelöst.

Wir dürfen also hier wie bei Spirogyra annehmen, daß zwei Bestandteile das Mesospor aufbauen. Der helle Bestandteil ist in Kupferoxydammoniak und in konzentrierter Schwefelsäure löslich, zeigt also typische Zellulose-Eigenschaften. Der gelbe Bestandteil, der durch konzentrierte Salpetersäure in obigem Versuche gelöst wird, kann auch durch längere Behandlung in Kupferoxydammoniak freigelegt werden. Er unterscheidet sich von dem Kork durch seine leichte Löslichkeit in konzentrierter Chromsäure, ferner durch die Nichtverseifung in kochender Kalilauge, und stimmt mit ihm überein in der Löslichkeit in Salpetersäure, der Nichtlöslichkeit in Schwefelsäure.

Ähnlich wie bei Spirogyra besteht also auch die Mittelhaut der Zygoten von Cylindrocystis aus einer Zellulose-Grundsubstanz, die mit Stoffen, die dem Kork verwandt sind, inkrustiert ist.

Die ausgebildete Zygote hat meistens die Gestalt eines runden oder »stumpfviereckigen Kissens«. In der Aufsicht erhält man mehr oder weniger regelmäßig viereckige, ovale und kreisförmige Bilder. Nicht selten treten H-förmige Zygosporen auf, die darauf zurückzuführen sind, daß der Kopulationsschlauch sich nicht wie sonst gleichmäßig nach oben und unten ausdehnte und die neue Membran sich dann später der gemeinsamen Haut der Mutterzellen anpaßte.

Andere, manchmal ganz bizarre Figuren dürften meist äußeren Bedingungen, vor allem mechanischen Hemmungen während der Membranbildung ihre Entstehung verdanken.

Im Durchschnitt beträgt die Länge der Zygoten 26 bis 46 μ; ihre Breite 26 bis 33 μ. Die größte beobachtete Zygote zeigte folgendes Verhältnis: 44,4 : 56 μ und die kleinste 18,5 : 18,5 μ.

Die hohe Widerstandsfähigkeit der dreihäutigen Membran, besonders der Mittelhaut, dürfte sicher eine ökologische Bedeutung haben. Die reifen Zygoten sinken zu Boden und verbringen im Schlamm, in dem ständig Zersetzungen organischer Stoffe stattfinden, ihre Ruheperiode. Hier wird die Wandung vor Schädigungen bewahren können.

Der Boden kann im Sommer ganz austrocknen und im Winter fest gefrieren, die Zygote vermag das in der Natur sowohl wie im Kulturglas, dank ihrer Membran, gut zu ertragen. Besonders gegen das Austrocknen ist die Zygote weit widerstandsfähiger als die vegetative Zelle. Dem Boden einer vollständig ausgetrockneten Straßenpfütze wurden lebensfähige Zygoten entnommen, von der Wand der Kulturgefäße wurden monatelang angetrocknete Zygoten mit dem Messer abgekratzt, und sie waren noch keimungsfähig.

Als wichtigstes Verbreitungsmittel der Zygoten kommt vor allem der Wind in Frage. Das wurde an einer Zygosporen führenden Wegpfütze, die nach und nach austrocknete, beobachtet. Nach einer stürmischen Woche war auf dem Boden der bezeichneten Stelle nichts mehr von ihnen nachzuweisen.

In den ausgereiften Zygoten scheint keine Assimilation stattzufinden. Denn die stark umgeformten Chromatophoren, die in der braunen, dicken Zygotenmembran eingeschlossen und von reichlich Öl verdeckt sind, dürften kaum assimilatorisch tätig sein, zumal die Zygoten oft tief in den Schlamm geraten. Nur die Dissimilation geht während der Ruheperiode, wenn auch abgeschwächt, weiter, wie man aus der Abnahme des Reservestoffes in länger ruhenden Zygoten schließen darf.

3. Die Keimung der Zygoten.

Die reife Zygote, im natürlichen Zustand betrachtet, ist ganz mit größeren und kleineren Öltropfen erfüllt. Sie ist gelb oder braun und hat oft ein trübes Aussehen. Die Chromatophoren sind vielfach, besonders bei länger ruhenden und bei trocken aufbewahrten Zygoten, nicht sichtbar, bei feucht gehaltenen und nur ein halbes Jahr ruhenden Zygoten dagegen scheinen sie meist als vier kleine grünliche Flecken mehr oder weniger verschwommen unter dem Öl hindurch.

Wie gefärbte Objekte zeigen, liegt der Kern, der seit seiner Entstehung aus den beiden Gametenkernen außer dem Verlust des Kernkörperchens keine Veränderung erfahren hat, ungefähr in der Mitte der Zygote und wird von den vier Chromatophoren mehr oder weniger symmetrisch umgeben. Doch diese Lagerung ist, wenn auch häufig, durchaus nicht konstant. Die Chromatophoren können einander genähert sein, sich zu Gruppen vereinigen oder fest zusammengepreßt als einziger Ballen erscheinen. In letzterem Falle liegt dann der Kern meist auf dem Chromatophorenballen. In den bizarren Zygotenformen ist die Lagerung wiederum eine andere und dürfte durch die jeweilige Gestalt bedingt sein.

Über die Länge der Ruheperiode, welche die Cylindrocystiszygote durchzumachen hat, bis die Keimung eintritt, macht de Bary keine Mitteilung. Auch sind mir sonst keine Angaben darüber in der Literatur bekannt geworden.

Zygotenkulturen, die vom Frühjahr 1912 stammten, wurden in je zwei Portionen aufbewahrt. Ein Teil wurde im »Originalwasser des Fundortes« gelassen, das regelmäßig nachgefüllt wurde, der andere Teil wurde langsam eingetrocknet. In der ersten Portion blieben die Zygoten ein ganzes Jahr in Ruhe. Erst im April 1913 traten Keimlinge auf. Die trockenen Zygoten wurden im Herbst 1912 teilweise in abgestandenes Brunnenwasser gebracht. Es traten dann Keimlinge auf, aber nur sehr vereinzelt und unregelmäßig. So wurden zwei- und vierkernige Zygoten nach 14 Tagen, nach vier, acht und mehr Wochen beobachtet, der größte Teil blieb aber in Ruhe. Wurden die eingetrockneten Zygoten im Herbst 1912 mit Moorwasser, das durch seinen Gehalt an Humussubstanzen braungelb gefärbt ist, behandelt, so traten die Zwei- und Vierkernstadien etwas früher auf (nach sieben bis zehn Tagen), doch der größte Teil blieb auch hier wieder im Ruhezustand. Der größere Rest der eingetrockneten Frühjahrszygoten wurde dann nach einer Ruhezeit von einem Jahr im März 1913 mit filtriertem Moorwasser übergossen. Nach 14 Tagen wurden die ersten vierkeimigen Zygoten wahrgenommen, doch die Keimung verlief sehr unregelmäßig und erstreckte sich auf mehrere Monate.

Auch in der Natur konnten Herbst 1912, nachdem die aus-

getrockneten Lachen wieder Wasser erhalten hatten, keine keimenden Zygoten beobachtet werden. Doch werden im Moor die reifen Zygoten, auch da, wo sie in größerer Menge gebildet wurden, mit der Zeit so sehr auseinandergetrieben, daß durch eine negative Beobachtung noch nicht auf das vollständige Fehlen der Herbstkeimung geschlossen werden darf.

Die besseren Zygotenkulturen vom Herbst 1912 wurden langsam eingetrocknet, dann im März 1913 zum größten Teil mit filtriertem Moorwasser übergossen und an sonnigen Fenstern aufgestellt. Die ersten vierkernigen Zygoten traten hier nach drei Wochen auf, aber der ganze Keimungsvorgang verlief wieder sehr unregelmäßig und erstreckte sich von April bis August. Anfang September war der größte Teil endlich ausgekeimt, nur wenige Zygoten waren noch in Ruhe.

Die feuchtgehaltenen Herbstkulturen keimten ebenfalls im Frühjahr aus, aber der Vorgang verlief hier noch viel unregelmäßiger den ganzen Sommer über bis zum Herbst. In den Mooren wurden die ersten keimenden Zygoten Ende April gefunden.

In der Natur dürfte wohl nur ein kleiner Teil der im Frühjahr gebildeten Zygoten schon im Herbst auskeimen. Die Hauptmasse scheint bis zum nächsten Frühjahr zu ruhen und dann gemeinsam mit den Herbstzygoten auszukeimen, nachdem der Moorboden, der ja im Winter tief gefriert und sich nur langsam wieder erwärmt, die nötige Wassermenge erhalten hat. Aber jedenfalls wird hier die Keimung gleichmäßiger verlaufen und sich bloß über wenige Wochen erstrecken.

Da die Temperatur der Hochmoore nach Messungen von Buchheim und Rabanus[1]) im Laufe eines Tages großen Schwankungen unterworfen ist, von 6° des nachts auf 31° am Tage steigen kann, so wurden auch die Kulturschalen künstlich solchen Unterschieden ausgesetzt, um vielleicht auf diese Weise die Keimung der Zygoten gleichmäßiger zu gestalten. Die Kulturen kamen nachts in einen Eiskasten, wo sie auf 5,5 bis 6° abgekühlt wurden, und tags wurden sie am Ostfenster auf ca. 26 bis 30° erwärmt. Vier Wochen lang wurde dies

[1]) Rabanus, Beiträge zur Kenntnis der Periodizität und der geographischen Verbreitung der Algen Badens. Diss. Freiburg i. B. 1914.

fortgesetzt, aber ein wirklich die Keimung begünstigender Einfluß konnte nicht beobachtet werden. Doch der Versuch wurde vielleicht etwas zu spät angestellt.

Wenn Herbst 1912 die mit Moorwasser angesetzte Kultur etwas rascher keimte als die mit abgestandenem Brunnenwasser, so konnte im Frühjahr 1913 ein wirklich auffallender Unterschied nicht beobachtet werden. Die ersten Keimlinge traten in beiden Kulturen etwa gleichzeitig auf, und in beiden erstreckte sich die Keimung auf die gleich lange Zeit.

Auch durch verschieden starke Besonnung wurde die Keimung nicht gleichmäßiger gestaltet.

Eingehendere Versuche, die so dringend nötig wären, konnten leider nicht ausgeführt werden, um das seltene Material, das cytologischen Untersuchungen dienen sollte, nicht aufs Spiel zu setzen.

Da die Keimung der Zygoten in den einzelnen Kulturen so völlig ungleichmäßig verlief, indem sie sich über mehrere Monate ausdehnte, war es natürlich unmöglich, eine größere Zahl von Reduktionsteilungsstadien zu erhalten. Dies um so weniger, als die Teilung nicht auf eine bestimmte Zeit beschränkt ist, sondern tags und nachts stattfindet. Aber die wenigen Stadien, die nach langem Suchen endlich aufgefunden wurden, sind eindeutig und dürften so ein sicheres Bild der Reduktionsteilung liefern. Die in der Natur beobachteten keimenden Zygoten sind so sehr zerstreut, daß ihre Verwertung ganz unmöglich war.

Der Beginn der Keimung ist schon am lebenden Objekt durch das allmähliche Verschwinden des Öles gekennzeichnet. Hierdurch werden die vier Chromatophoren wieder sichtbarer. Sie treten als grüne Körper deutlich hervor, auch wird ihr Umriß jetzt weit schärfer. Der ganze Inhalt der Zygote erscheint viel lebhafter als während der Ruhezeit. Oft zeigt er wieder eine grünliche Färbung. Mit dem langsamen Verschwinden des Öles geht, wie die Untersuchung mit Jodjodkalium zeigt, eine allmähliche Zunahme von Stärke, speziell von Pyrenoidstärke, Hand in Hand. Auch die Zygotenhaut wird allmählich etwas heller und durchsichtiger. Sie läßt die Farbe jetzt eher durchdringen. Dies scheint darauf zu deuten, daß

stoffliche Veränderungen auch in ihr, besonders aber im Mesospor auftreten, durch welche die Haut spröder und so ein späteres Einreißen vorbereitet und erleichtert wird.

Da die verschiedenen Teilungsstadien nur in sehr vereinzelten Exemplaren gefunden wurden, so kann der Zeitpunkt des Eintrittes der Reduktionsteilung nicht so genau angegeben werden wie bei der vegetativen Teilung. In dem am Tage fixierten Materiale wurden einige Prophasen und mehrere zweikernige Zygoten angetroffen. Die übrigen Stadien stammen aus Proben, die nachts fixiert worden waren. Dementsprechend scheint also die Reduktionsteilung bei Cylindrocystis gleichmäßig stark tags und nachts stattzufinden, geradeso wie bei den Desmidiaceen, die Klebahn »zu verschiedenen Zeiten«[1]) fixierte. Wie Kurssanow angibt, trifft dies auch für Zygnema zu, während nur bei Spirogyra die Reduktionsteilung nach Tröndle und Karsten auf die Mitternacht beschränkt ist.

Die bei den vegetativen Zellen im Laufe der phylogenetischen Entwicklung eingetretene Trennung der Ernährungs- und Wachstumsfunktion und die Verlegung der letzteren auf die Nachtzeit hat hier bei den Zygoten keinen Zweck, da sie nicht assimilieren. Bei Spirogyra jedoch dürfte diese Arbeitsteilung so stark ausgeprägt sein, daß sie auch die Zygotenteilungen beherrscht.

Da der Nucleolus, wie wir sahen, gleich nach der Verschmelzung der beiden Gametenkerne aufgelöst und das in ihm enthaltene Chromatin im ganzen Zygotenkern fein verteilt worden ist, so muß dementsprechend zu Beginn der Teilung der ganze Zygotenkern an der Chromosomenbildung beteiligt sein und ein Entmischungsvorgang in ihm stattfinden.

Zunächst nimmt der Kern etwas an Umfang zu. Es treten Chromatinkörperchen in ihm auf, erst unscharf und nur wenige (3, 4, 6, 8), dann immer deutlicher und mehrere (zirka 25 bis 30). Schließlich erhalten wir ein Bild, wie es in Fig. 18 wiedergegeben ist. In der Mitte der Zygote liegt der scharf umgrenzte Kern, der von zahlreichen tiefschwarz gefärbten, kugeligen oder würfeligen Chromatinkörperchen erfüllt ist. Von ihnen wurden 30, die deutlich zu unterscheiden waren, eingezeichnet, doch

[1]) Nach brieflicher Mitteilung an Tröndle.

konnten bei Eintragung in verschiedene Ebenen zirka 38 gezählt werden (Fig. 18a), also fast doppelt so viel wie bei der vegetativen Teilung, wo 20 Chromosomen festgestellt wurden.

Fig. 19 zeigt eine Prophase. Hier ist die Kernmembran aufgelöst, und auf dem Chromatophorenballen liegt ein Haufen von kleinen Chromosomen in unregelmäßiger Anordnung. Es sind zirka 20 bis 22, jedenfalls nicht mehr. Diese ordnen sich nun zur Kernplatte an (Fig. 20a und b). In Fig. 20a wurden 19 Chromosomen eingezeichnet, die deutlich unterscheidbar waren. Durch einen kleinen Druck konnte dieselbe Zygote in eine andere Lage gebracht und so die Anzahl der einzelnen Elemente besser festgestellt werden (Fig. 20b). Es ergaben sich diesmal zirka 20 Chromosomen, also die haploide Zahl. Auf jeden Fall waren es nicht mehr als 23[1]).

Fig. 21 stellt ein schon weiter entwickeltes Stadium dar, in dem die zwei Ringe von Tochterchromosomen auseinanderweichen. Die einzelnen Elemente sind nicht zu erkennen, sie sind zu dicht aneinandergedrängt. Auch ist die obere und untere Reihe der beiden Ringe sehr verschwommen. Die Doppelplatte ist in ein feines, gleichmäßig körniges Plasmagerinnsel von etwa ovaler Form eingebettet und liegt auf dem Chromatophorenballen. Die Spindel der ersten Teilung verläuft meist in der Längsachse der Zygote und damit quer zur Richtung der kopulierenden Mutterzellen, gerade wie bei Zygnema und Spirogyra (Kurssanow).

Die angegebenen Befunde dürften wohl so zu deuten sein: Zu Beginn der Teilung entstehen im ganzen Zygotenkern Chromatinkörperchen in diploider Zahl. In Fig. 18 wurden 38 gefunden, theoretisch müssen es 40 sein. Diese Chromatinkörperchen verschmelzen dann wahrscheinlich paarweise und liefern so die Chromosomen in haploider Zahl (20). Die Kernmembran löst sich alsdann auf, und die Chromosomen liegen frei im Zentrum der Zygote. So tritt schon während der Prophase der ersten Teilung (Fig. 19) die haploide Chromosomenmenge auf, und diese wird auf die beiden Tochterkerne übertragen (Fig. 20). In der Zygote, in der Sporenmutterzelle von Cylindro-

[1]) Herr Dr. Tröndle, der diese Präparate bereitwilligst untersuchte, konnte jene Zahlen bestätigen.

cystis findet also eine Reduktion der Chromosomenzahl zu Beginn der Keimung statt.

In den nun folgenden Stadien der Anaphase weichen die Tochterchromosomen weiter auseinander. Die Spindel selbst wird schmäler, und beide Kernplatten lösen sich in zwei unregelmäßige, tiefgefärbte Gruppen auf. Die einzelnen Elemente sind selten in größerer Zahl zu erkennen (Fig. 22). Die zwei neugebildeten Tochterkerne zeigen zunächst noch einen recht unscharfen und eckigen Umriß. Allmählich runden sie sich ab. Nucleolen sind in ihnen nie zu beobachten, höchstens einige Chromosomen, die noch nicht aufgelöst sind, bzw. ihr Speicherungsvermögen noch nicht verloren haben. Da die Spindel recht kurz ist, liegen beide Kerne zunächst meist sehr dicht zusammen (Fig. 23).

Die beiden Tochterkerne rücken nun etwas auseinander und scheinen gleich in weitere Teilung einzutreten, wie das meistens und auch bei den bis jetzt untersuchten verwandten Desmidiaceen und Zygnemaceen der Fall ist. Beide Teilungen verlaufen streng gleichzeitig.

Die Prophase der zweiten Teilung ist in Fig. 24 dargestellt. In jedem Kerne differenzieren sich wieder die Chromatinkörperchen heraus. Diesmal sind es aber weit weniger, ca. 10 und 11. Andere Exemplare zeigen 4 und 5, oder 9 und 13.

Das folgende Stadium (Fig. 25) zeigt die beiden Spindeln. Sie liegen senkrecht zur Längsachse der Zygote und damit senkrecht zur Richtung der Spindel der ersten Teilung. Einzelne Elemente sind wenigstens verschwommen zu erkennen, und ihre Zahl konnte einigermaßen geschätzt werden. Bei der einen Spindel waren 8, bei der anderen 9 Chromosomen in der oberen Reihe angedeutet. Da nun in der unteren Reihe mindestens ebenso viel Chromosomen liegen wie in der oberen, so beträgt die Chromosomenzahl etwa 16 bis 18, sie kommt also der haploiden Zahl 20 sehr nahe.

Die Tochterchromosomen weichen auseinander und werden unsichtbar. Es entstehen so vier tief schwarz gefärbte Flecken von erst unregelmäßigem Umriß. Sie liegen zunächst paarweise dicht aneinander, da die Spindeln der zweiten Teilung ebenfalls sehr kurz sind. Langsam runden sich dann die Tochter-

kerne ab. Nucleolen traten in keinem einzigen Falle auf und wurden in den folgenden Stadien nur einmal beobachtet (Fig. 27).

Bei Cylindrocystis bleiben nun alle durch Reduktionsteilung gebildeten Tochterkerne als »Großkerne« erhalten und werden auf die vier entstehenden Keimlinge verteilt. Sie gleichen dem Verschmelzungskern, dem »primären Kern« der Zygote, nur sind sie etwas kleiner und haploid.

Die vier Tochterkerne wandern nun auf die einzelnen Chromatophoren, die während der ganzen Teilungsvorgänge äußerlich keine Veränderung erfahren haben. Jetzt scheint in dem Keimungsgang eine kleine Ruhe einzutreten, und auch die Weiterentwicklung scheint sich viel langsamer zu vollziehen, da die Vierkernstadien und alle folgenden im Gegensatz zu den bisherigen recht häufig aufgefunden wurden. Erst wenn die vier Kerne sich den einzelnen Chromatophoren aufgelagert haben, scheinen diese in Teilung zu treten (Fig. 26). Sie dehnen sich aus und schnüren sich in der Mitte ein. Die Kerne treten darauf zwischen die Tochterchromatophoren, bei denen allmählich die Pyrenoide und ihre Stärkeringe wieder sichtbar werden (Fig. 28).

Das Protoplasma verdichtet sich nun immer mehr um je ein Chromatophorenpaar mit dem dazu gehörenden Kern, bis schließlich die vier jungen Keimlinge von je einer Membran umgeben werden (Fig. 29 u. 30).

Die weiteren Vorgänge konnte schon de Bary (1858) am lebenden Objekt beobachten. Die erst rundlichen oder ovalen Keimlinge stoßen dicht aneinander und sind an den Berührungsflächen abgeplattet. Ihre Lage ist beliebig. Anfangs befinden sie sich meist in einer Ebene, später überdecken sie sich mehr oder weniger. Nachdem sie sich dann allmählich gestreckt haben, liegen sie häufig parallel neben- und übereinander.

Erst jetzt tritt in dem Zellkern der Keimlinge wieder der Nucleolus auf. Die nun lebhaft grün gefärbten Chromatophoren nehmen langsam ihre typische lappige Gestalt an. Auch zeigen manche Keimlinge schon jetzt größere Mengen Stromastärke neben der Pyrenoidstärke. Ihre Assimilationsarbeit scheint demnach schon in der Zygote kräftig einzusetzen, denn allzugroß darf die aus dem Öl umgewandelte Stärkemenge nicht angesetzt werden.

Durch die weitere Ausdehnung der Keimlinge wird die Membran der Zygote gesprengt, und aus der meist weit aufklaffenden Spalte treten die jungen Zellen nacheinander aus. Zunächst bleiben die vier Keimlinge in der Nähe der leeren Zygotenhaut liegen und nehmen allmählich die Größe erwachsener Zellen an, denen sie anfangs beträchtlich nachstehen.

Klebahn (1891) gibt an, daß er mitunter bloß zwei oder drei Keimlinge in der Zygote von Cylindrocystis beobachtet hat. Solche Fälle konnte ich bis jetzt nicht mit Sicherheit feststellen. Läßt man sich doch hier leicht durch Zygoten täuschen, bei denen schon ein oder zwei Keimlinge ausgetreten sind, und bei denen der vielleicht sehr schmale Spalt in der Membran wenig deutlich ist. Es ist möglich, daß Klebahns Befunde so zu erklären sind.

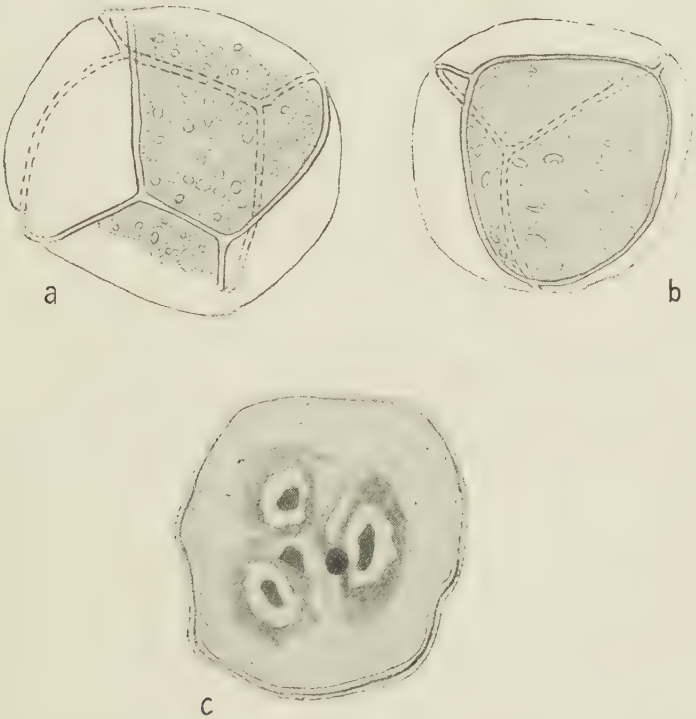
C. Eine Standortsform von Cylindrocystis Brebissonii Menegh.

An einem feuchten Felsen bei Bad Sulzburg am Belchen (i. Sch.) wurde Herbst 1911 und Herbst 1912 eine Kolonie von Cylindrocystis beobachtet, deren vegetative Zellen sich wenig von Cylindrocystis Brebissonii unterscheiden, deren Zygoten aber in mehrfacher Hinsicht ein abweichendes Verhalten aufweisen.

Diese Form bildet bei der Conjugation keine Kopulationsfortsätze, sondern der Inhalt der beiden conjugierenden Zellen tritt hier aus je einer dem Kopulationsfortsatz entsprechenden ovalen Öffnung aus und zieht sich, zwischen den leeren Schalen der beiden Gameten liegend, zu einer in der Aufsicht meist kreisförmigen oder abgerundet viereckigen Zygospore zusammen. Die Zygote bildet alsdann ihre eigene Membran aus. Dieser Conjugationsmodus erinnert an die Verhältnisse bei vielen Desmidiaceen, wie Micrasterias, Staurastrum, Penium, Closterium usw., wo ebenfalls der Zygospore die leeren Schalen der beiden Mutterzellen noch seitlich anhängen. Öfters bleibt ein Teil des Zellinhaltes in den leeren Gametenschalen zurück, und die reife Zygote erhält so ein bis zwei ohrförmige Anhänge.

Die Verschmelzung der beiden Gametenkerne erfolgt erst später, während oder kurz nach der Ausbildung der dreihäutigen Zygotenmembran. Auch hier verschwindet das Kernkörperchen entweder vor oder gleich nach der Kernvereinigung (Textfig.

4 c). Die Ausreifung der Zygoten verläuft den typischen Cylindrocystiszygoten analog. Nur die Membran zeigt in ihrer Ausbildung Besonderheiten. Das Mesospor ist in der Regel weit kräftiger granuliert, indem es auffallend große kugelige oder kommaförmige Erhebungen besitzt. Weiter weist hier das Mesospor deutliche Leisten auf, die besonders bei gefärbten Zygoten



Textfig. 4. Standortsform (?) von Cylindrocystis Brebissonii. a und b = stark granulierte Zygotenmembran mit Leisten. c = Zygote mit 3 häutiger Membran, Gametenkerne noch nicht verschmolzen. Alkohol fixiert am 9. November 1912.

klar hervortreten. Durch diese Leisten erscheint die Membran wie aus mehreren Teilstücken zusammengesetzt (Textfig. 4 a u. b).

Die vegetativen Zellen stimmen mit denen der typischen Cylindrocystis Brebissonii überein, nur sind sie etwas schmaler. Ihre Breite beträgt 16 μ, ihre Länge 45 bis 90 μ, während die Cylindrocystisform der hiesigen Moore eine Breite von 22 μ und

eine Länge von 70 bis 90 μ aufweist. Die Chromatophoren sind meist tiefer grün gefärbt, und dem Auftreten an trockeneren Stellen entsprechend ist die Gallerte, in welche die Zellen eingebettet sind, dichter.

Den besonderen Conjugationsmodus hat schon de Bary (1858, S. 36) beschrieben und durch einige Figuren (Tafel VII E. 14 bis 16) erläutert. Die anderen Abweichungen aber hat er nicht erwähnt. Auch bezüglich des Fundortes macht er keine Angaben. Mir scheint es nun, daß wir es hier mit einer besonderen Standortsform von Cylindrocystis Brebissonii Menegheni zu tun haben, einer Form, die an feuchten Felsen, Mauern usw. auftritt und hier jene besonderen Eigenschaften annimmt[1]). Außer an der oben angeführten Stelle wurde sie noch einmal in der Ravennaschlucht an einer Mauer beobachtet.

D. Der Generationswechsel bei Conjugaten und Diatomeen.

Die Keimung von Cylindrocystis stellt von allen bis jetzt untersuchten Keimungen bei Conjugaten den ursprünglichsten Typus dar. Der Sporophyt, die diploide Zygote, liefert durch Tetratenteilung vier Keimlinge mit je einem haploiden Kern. Bei den Desmidiaceen und Zygnemaceen wird nun die Zahl der entstehenden Keimlinge reduziert, aber die Mitosen bleiben gleichsam zum Zweck der Chromosomenreduktion erhalten. Bei Closterium und Cosmarium entstehen zwei Keimlinge mit je einem Großkern und einem Kleinkern, bei Zygnema und Spirogyra wird bloß ein Keimling gebildet, und von den vier Kernen schwillt nur einer zum Großkern an, die drei übrigen gehen als Kleinkerne zugrunde. Die Großkerne dieser beiden abgeleiteten Typen werden auf die Keimlinge übertragen, während die Kleinkerne, deren Anzahl der Zahl der reduzierten Keimlinge entspricht, im Plasma aufgelöst werden.

Auch darin zeigt Cylindrocystis das ursprünglichere Verhalten, weil die Reduktionsteilung des Zygotenkernes erst nach der Ruheperiode, zu Beginn der Keimung erfolgt. Bei den Desmidiaceen tritt sie nach Klebahn ebenfalls erst vor der Kei-

[1]) Doch diese Annahme vermag ich zunächst noch nicht sicher zu begründen. Da die Keimung noch nicht eingetreten ist, konnte nicht festgestellt werden, ob auch sie Abweichungen aufweist.

mung auf, nachdem die hier später erfolgende Vereinigung der beiden Gametenkerne vollzogen ist. Von den Zygnemaceen verhalten sich nur Spirogyra jugalis und Spirogyra communis so, während bei Spirogyra neglecta, calospora, longata, crassa und auch bei Zygnema stellinum die Reduktionsteilung verschoben ist und schon kurz nach der Kernverschmelzung, während der Reifung der Zygote, vor der Ruheperiode, stattfindet.

Die Zygote von Cylindrocystis ist also die größte Zeit über diploid, während einige Spirogyra- und Zygnemazygoten schon mit der Reifung haploid werden und mit dem haploiden Großkern, dem »sekundären Zygotenkern« die Ruheperiode bis zur Keimung durchmachen.

Bei Spirogyra calospora und longata tritt während der ersten Teilung des Zygotenkernes noch die diploide Zahl von Chromosomen auf, und jeder der beiden Tochterkerne erhält die gleiche Zahl. Bei der zweiten Teilung wird dann nur die haploide Zahl gebildet. So dürfte sich nach Klebahns Figuren (1891, Taf. 13, Fig. 6a und 9) auch Closterium verhalten. Spirogyra neglecta und jugalis zeigen nach Karsten und Tröndle eine Weiterentwicklung. Es entstehen auch hier während der ersten Teilung doppelt so viel Chromosomen wie bei der zweiten, sie sind aber zu Paaren angeordnet und verschmelzen auf dem Wege nach den beiden Polen. Zygnema weist wiederum einen etwas weiter entwickelten Typus auf. Hier tritt nach Kurssanow während der Diakinese die diploide Zahl auf, und noch vor der ersten Prophase findet eine Chromosomenvereinigung statt. Ähnlich verhält sich nun auch Cylindrocystis. Im Zygotenkern werden zu Beginn der ersten Teilung zunächst Chromatinkörperchen in diploider Anzahl herausdifferenziert, die sich dann wahrscheinlich zu Paaren zusammenlegen und verschmelzen. Während der Prophase findet sich dann schon die haploide Chromosomenzahl vor.

Nach den Beobachtungen von Chmielewsky (1890) und Tröndle (1907) an Spirogyra und denen von Kurssanow (1911) an Zygnema werden die männlichen Chromatophoren gleich nach der Ausbildung der dreihäutigen Zygotenwand zerstört, während die weiblichen erhalten bleiben und bei der Keimung dem einen in der Zygote entstehenden Keimling

mitgegeben werden. Für die Desmidiaceen nahm Klebahn (1891) noch eine paarweise Verschmelzung der Chromatophoren der beiden Sexualzellen an. Doch dies beruht auf einem Irrtum. Bei Penium, Closterium und Staurastrum fand ich, daß von den vier Chromatophoren der jungen Zygote im Laufe der Reifung zwei zugrunde gehen. Die beiden erhaltenen werden wahrscheinlich[1]) nach je einer Teilung auf die entstehenden zwei Keimlinge übertragen. Bei Cylindrocystis bleiben nun sämtliche vier Chromatophoren der beiden Gameten erhalten, und je eines wird bei der Keimung je einem der vier entstehenden Keimlinge mitgegeben, nachdem es sich vorher noch geteilt hat.

Cylindrocystis zeigt auch hier wieder das primitivere Verhalten. Mit der Verminderung der in der Zygote gebildeten Keimlinge auf zwei bei den meisten Desmidiaceen und auf einen bei den Zygnemaceen mußte auch die Zahl der Chromatophoren entsprechend reduziert werden. Dies vollzieht sich derart, daß bei den Desmidiaceen die eine Hälfte der in die Zygote eingetretenen Chromatophoren bald nach der Kopulation zerstört wird, die andere aber erhalten bleibt, und vor der Keimung sich jedes Chromatophor noch teilt wie bei Cylindrocystis. Bei den Zygnemaceen wird ebenfalls die Hälfte der Chromatophoren zerstört, doch fällt hier ihre spätere Teilung noch weg, so daß das weibliche Chromatophor einfach auf den einen Keimling übertragen wird.

Von allen bis jetzt untersuchten Conjugaten zeigt also der Sporophyt von Cylindrocystis fast überall die ursprünglichsten Verhältnisse. Nur bezüglich des Eintrittes der haploiden Chromosomenzahl weist er eine Weiterentwicklung auf.

Es fragt sich nun, wie verhalten sich die beiden anderen Gattungen der Mesotaeniaceen während der Keimung? Die Zygote von Mesotaenium bildet nach de Bary ebenfalls vier Keimlinge. Wenn auch diese Gattung etwas einfacher gebaut ist, da die vegetativen Zellen nur ein einziges, plattenförmiges Chromatophor besitzen, so dürfte doch der ganze Keimungs-

[1]) Da das Zygotenmaterial von Closterium und Penium bisher noch nicht in Keimung trat, konnte das Verhalten der Chromatophoren hierbei noch nicht genauer verfolgt werden. Figuren, die den Zerfall der Chromatophoren während der Reifung zeigen, sollen in einer späteren zusammenhängenden Arbeit folgen.

gang sich nicht prinzipiell von dem bei Cylindrocystis unterscheiden. Die Gattung Spirotaenia dagegen scheint sich mehr an die Desmidiaceen anzuschließen. Denn nach noch unveröffentlichten Beobachtungen von Prof. Pascher, auf die ich weiter unten zurückkomme, werden hier im Sporophyten nur zwei Keimlinge gebildet, während die beiden anderen unterdrückt sind.

Eine analoge Rückbildung, wie sie bei der Keimung der Conjugaten-Zygoten sich findet und durch die Reduzierung der Keimlinge bedingt ist, wird bekanntlich auch bei der Auxosporenbildung vieler Diatomeen — der Pennaten — beobachtet.

Bei Rhopalodia gibba werden nach Klebahn (1896) in den zwei nebeneinanderliegenden Zellen vor der Conjugation je vier Kerne — wahrscheinlich durch Reduktionsteilung — gebildet. Es entstehen je zwei Tochtergameten mit je einem Großkern und einem Kleinkern. Darauf findet eine paarweise Kopulation statt, wobei nur die Großkerne sich vereinigen.

Bei Surirella saxonica unterbleibt die Zellteilung der beiden zusammenliegenden Zellen. Es entstehen aber nach Karsten (1912) durch Reduktionsteilung noch je vier Kerne, ein Großkern und drei Kleinkerne. Die Großkerne verschmelzen später, die Kleinkerne degenerieren.

Die Rückbildung geht dann bei Cocconeis noch weiter, indem hier nur noch je eine Kernteilung in einen Großkern und einen Kleinkern stattfindet.

Schließlich kennt man noch apogame Formen, wie Synedra affinis und Rhabdonema arcuatum, wo jede Tochterzelle sich sogleich zur Auxospore streckt und eine Verschmelzung überhaupt nicht mehr stattfindet. Hier dürfte die Sexualität verloren gegangen sein.

Vielleicht dürfen wir auch hier bei den Pennaten diese einzelnen Typen der Auxosporenbildung von Formen ableiten, bei denen, den vier Kernen entsprechend, vier Gameten gebildet wurden. Doch Anhaltspunkte für diese rein theoretische Annahme fehlen noch vollständig.

Schon Klebahn (1896) fiel die Ähnlichkeit der Verhältnisse bei Closterium auf der einen und bei Rhopalodia auf der anderen Seite auf. Aber auch bereits er wies auf den »bemerkenswerten

Unterschied« hin, daß bei den Desmidiaceen die Vorgänge der Befruchtung folgen, während sie bei Rhopalodia ihr vorausgehen und zweimal nebeneinander verlaufen. Das Gleiche gilt für Spirogyra und Zygnema einerseits und Surirella andererseits. Bei den Conjugaten sind die vegetativen Zellen eben haploid, bei den Diatomeen, speziell den Pennaten, dagegen diploid. Die Rückbildung der Keimlinge bei den einzelnen Gruppen der Conjugaten und die Rückbildung der Gameten bei den Pennaten sind zwei analoge Erscheinungen, die sich in beiden Reihen gesondert entwickelt haben dürften.

Nun findet bei einigen Mesotaeniaceen und einigen Desmidiaceen ein abweichender Conjugationsmodus statt, der theoretisch von großem Interesse ist. Während die meisten Arten der Gattungen Spirotaenia, Penium und Closterium sich bei der Conjugation geradeso wie Cylindrocystis verhalten, indem zwei Zellen zu einer Zygote verschmelzen, zeigen einige Arten dieser Gattungen ein besonderes Verhalten. Es sind dies: Spirotaenia condensata Bréb., Spir. obscura Ralfs., Penium didymocarpum Lund, Cylindrocystis diplospora Lund, Closterium lineatum Ehrbg. und Clost. Ralfsii Bréb. Hier zerfallen die beiden zusammenliegenden Zellen zunächst in je zwei Tochtergameten von abweichendem Aussehen, die dann paarweise kopulieren und zwei benachbarte oder gegeneinander abgeplattete Zygoten bilden.

Dieser Conjugationsmodus einiger Spirotaenia-Arten usw. erinnert sehr an die oben erwähnte Auxosporenbildung bei Rhopalodia, und man neigt leicht dazu, in jenen Formen Verbindungsglieder zwischen den Conjugaten und den Diatomeen zu sehen. Doch zuvor müßten noch die Kernverhältnisse aufgeklärt werden, denn jene Annahme wäre nur möglich, wenn die vegetative Zelle von Spirotaenia diploide Kerne zeigte wie Rhopalodia. Karsten scheint für diese Voraussetzung einzutreten, da er im Handwörterbuch der Naturwissenschaften (II. Bd., S. 729) schreibt: »Spirotaenia, als Typus der Mesotaeniaceen angenommen, würde an das Verhalten der pennaten Diatomeen anklingen: in beiden Fällen Bildung je zweier Gameten vor der Kopulation, voraussichtlich unter Reduktion der Chromosomenzahl. Die Zellen müssen also diploid sein.«

Wenn diese Frage auch nur durch eine genaue Unter-

suchung der Kernverhältnisse entschieden werden kann, so halte ich doch Karstens Ansicht für wenig wahrscheinlich. Sollte wirklich bei einigen Arten der Gattungen Spirotaenia, Penium und Closterien die Tetratenteilung wie gewöhnlich innerhalb der Zygote erfolgen, bei einigen anderen Arten derselben Gattungen aber auf einmal schon vor der Conjugation? Sollten Spirotaenia obscura Ralfs. und Spir. condensata Bréb. diploid sein, während die anderen Arten wie alle anderen Conjugaten haploid sind? Es müßte also die so einheitliche Klasse der Conjugaten, ja es müßten einzelne Gattungen auseinandergerissen werden, bloß um ihren Anschluß an die Diatomeen zu ermöglichen. Liegt es da nicht näher, die Reduktionsteilung auch bei jenen Formen dort zu suchen, wo sie überall bei den Conjugaten stattfindet: während der Keimung? Zumal da nach noch unveröffentlichten Untersuchungen von Prof. Pascher[1]) bei der Keimung in jeder der beiden Zygoten von Spirotaenia zwei Keimlinge mit je einem Kern gebildet werden, daneben noch zwei kleine Klümpchen von kernartigem Aussehen.

Die Annahme von Karsten, daß Spirotaenia diploid ist, und daß die Chromosomenreduktion bei der Bildung der beiden Tochtergameten vor der Conjugation erfolgt, scheint mir unhaltbar zu sein. Also auch diesen Parallelerscheinungen bei der Doppelzygotenbildung und bei der Auxosporenbildung von Rhopalodia dürfte kein tieferer phylogenetischer Zusammenhang zukommen.

Etwas anders steht es mit den haploiden Centricae, speziell mit Corethron Valdiviae. Hier scheint die Zygotenkeimung derjenigen von Closterium zu entsprechen. Karsten schreibt über diese Parallelbildung im II. Bd. des Handwörterbuches S. 729: »Dagegen sind die Desmidiaceen den Centricae unter den Diatomeen vergleichbar, deren Zygoten voraussichtlich ebenfalls mit zwei einer Tetradenteilung entstammenden Keimlingen keimen, indem je ein Kern jedes Keimlings zum Kleinkern verkümmert. Zellen also haploid, nur innerhalb der Zygote diploid.« Doch geht bei diesen Formen eine Bildung von zahlreichen Microsporen der Kopulation voraus. Eine solche Er-

[1]) Für diese Angaben bin ich Herrn Prof. Dr. Pascher zu besonderem Danke verpflichtet.

scheinung ist aber bei den Desmidiaceen bis jetzt noch nicht beobachtet. Theoretisch ließe sich ja eventuell die Entstehung zweier abweichend aussehender Tochtergameten aus je einer der kopulierenden Zellen als Rest einer ehemaligen Microsporenbildung ansehen. Doch ist es unmöglich, eine solche willkürliche Annahme zu begründen, sie bleibt dem Ermessen eines jeden Einzelnen überlassen. Zudem erhält durch das Auftreten der Geißeln bei den Microsporen von Biddulphia die bislang gemeinsame Eigenschaft beider Klassen, das Fehlen der Cilien eine Lücke, eine Eigenschaft, welche bisher mit als Argument für die nahe Verwandtschaft der Conjugaten und Diatomeen (Acontae) galt. Es fragt sich nun, ob man der Ähnlichkeit der Zygotenkeimung bei den Desmidiaceen einerseits und bei Corethron andererseits tiefere Bedeutung beilegen, oder ob man sie, wie in den anderen Fällen, als analoge Erscheinung erklären will. Ich selbst neige der letzteren Annahme zu und glaube, daß weitere Untersuchungen über die verwandtschaftliche Beziehung zwischen Conjugaten und Diatomeen — speziell über die Mikrochemie der Kerne — zu der Ansicht führen werden, die Schenk in der 12. Auflage des »Bonner Lehrbuches« S. 295 ausspricht, daß »beide Gruppen getrennt voneinander ihren Ausgang aus Flagellaten genommen haben«.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

a) Die vegetative Zelle von Cylindrocystis und ihre Teilung.

1. Der Nucleolus von Cylindrocystis ist in starken Säuren und in Alkalien löslich. Er zeigt also Eigenschaften, die den Nucleoproteiden zukommen, und wir haben daher in ihm den Sitz des Chromatins zu erblicken. Diese Nucleoproteidnatur der Nucleolen ist nach den bis jetzt vorliegenden Untersuchungen für die ganze Klasse der Conjugaten charakteristisch.

2. Die vegetative Teilung findet tags und nachts statt, wenn sie auch nachts, besonders um Mitternacht, weit am stärksten ist.

3. Zu Beginn der Kernteilung scheint aus dem Nucleolus die in ihm enthaltene Chromatinsubstanz langsam in Gestalt größerer und kleinerer kugeliger Chromatinmassen herauszu-

treten. Diese Chromatinmassen sind zunächst, vor allem, wenn erst wenige vorhanden, dem Kernkörperchen dicht angelagert, dann verteilen sie sich mehr im Kerne und wandeln sich später zu den Chromosomen um.

4. Während der Prophase befinden sich ca. 20 Chromosomen (haploide Zahl) an der Stelle des Kernes zwischen den beiden Chromatophoren. Sie ordnen sich zu einer ziemlich breiten Kernplatte an, die senkrecht zur Längsachse der Zelle steht und in eine protoplasmatische Grundmasse von ungefähr Spindelbreite eingebettet ist. An den Polen angelangt, nimmt die Zahl der einzelnen Tochterchromosomen, die scheinbar durch Querteilung entstehen, ab. Eine tiefgefärbte Masse ohne scharfen Umriß und ohne Kernkörperchen zeigt den in Neubildung begriffenen Tochterkern an. In ihm wird dann erst später wieder durch irgendwelchen Entmischungsvorgang die Chromatinsubstanz im Nucleolus aufgespeichert.

5. Die Chromatophoren mit ihren Pyrenoiden teilen sich durch Einschnürung. Die Tochterkerne wandern dann zwischen je zwei Tochterchromatophoren. Die Querwand tritt von der Mutterzellwand ausgehend auf. Durch allmähliche Spaltung derselben trennen sich die beiden Tochterzellen.

b) Befruchtung bei Cylindrocystis, Reifung und Keimung der Zygoten.

6. Die Vereinigung der beiden Gametenkerne vollzieht sich gleich nach der Conjugation, noch bevor das Mesospor gebildet wird.

7. Der Kern der reifen Zygoten zeigt nie einen Nucleolus. Kurz nach der Verschmelzung der beiden Gametenkerne oder schon vorher verschwindet er, um erst in den Keimlingen wieder aufzutreten. Das Chromatin dürfte im ganzen Zygotenkern fein verteilt sein.

8. Während der Reifung der Zygoten wird die Stromastärke und der größte Teil der Pyrenoidstärke in Öl verwandelt.

9. Bei Cylindrocystis bleiben die vier Chromatophoren in der Zygote erhalten, aber ihr Umfang nimmt deutlich ab. Auch die Pyrenoide werden mehr oder weniger stark rückgebildet.

10. Die Membran der reifen Zygote besteht aus drei Häuten Exospor und Endospor sind aus Zellulose aufgebaut. Das Mesospor wird von einer Zellulose-Grundsubstanz gebildet, die mit korkartigen Stoffen inkrustiert ist.

11. Die Teilung des Zygotenkernes zu Beginn der Keimung findet tags und nachts statt.

12. Im Anfang der ersten Teilung treten ca. 40 Chromatinkörperchen (diploide Zahl) im ganzen Kerne auf. Diese lagern sich dann wahrscheinlich paarweise zusammen und verschmelzen. Während der Prophase befinden sich nur noch ca. 20 Chromosomen frei im Zentrum der Zygote. Diese haploide Zahl wird auf die beiden Tochterkerne übertragen. Die Spindel der ersten Teilung verläuft in der Längsachse der Zygote und damit quer zur Richtung der kopulierenden Mutterzellen. Es findet also eine Reduktion der Chromosomenzahl in der Zygote von Cylindrocystis zu Beginn der Keimung statt.

13. Die beiden Tochterkerne teilen sich gleich wieder und zwar streng gleichzeitig. Während der Prophase der zweiten Teilung entstehen die Chromatinkörperchen gleich in haploider Zahl in beiden Kernen. Die beiden Spindeln stehen senkrecht zur Spindel der ersten Teilung.

14. Die vier gebildeten Tochterkerne bleiben erhalten und werden auf die vier entstehenden Keimlinge verteilt. Sie lagern sich den vier Chromatophoren auf, welche sich alsdann teilen. Je ein Tochterchromatophorenpaar mit dem dazu gehörenden Kern liefert einen Keimling. Erst jetzt tritt in den Kernen der Keimlinge wieder der Nucleolus auf.

Figurenerklärung.

Die Figuren wurden sämtlich nach mit Eisenalaun-Hämatoxylin gefärbten Präparaten mit Hilfe des Zeichenoculares gezeichnet. Vergrößerung 1000/1. Homogene Immersion 1/12. Ocular IV. Leitz.

Fig. 1 bis 11. Vegetative Zelle.

Fig. 1. 50% Alkohol fixiert, konzentrierte HCl 5 Minuten. Fe-Hämatox. Nucleolus gelöst, der übrige Kern erhalten und tief gefärbt.

Fig. 2. 50% Alkohol fixiert, 30 Stunden Phosphorwolframsäure. Fe-Hämatox. Nucleolus gelöst.

Fig. 3a bis d. Größere und kleinere kugelige Chromatinmassen neben dem Nucleolus im Kern; v. Rath fixiert am 25. Oktober 1912, $5^1/_2$ Uhr tags, $10^1/_2$ und $2^1/_2$ Uhr nachts.

Fig. 4. Prophase ca. 20 Chromosomen frei im Zentrum der Zelle. 70% Alkohol fixiert am 18. September 1912, $12^1/_2$ Uhr nachts.

Fig. 5. ca. 38 größere und kleinere Chromatinmassen. Nucleolus noch tief gefärbt und scharf umrissen, Kernmembran geschwunden; v. Rath fixiert am 25. Oktober 1912, 12 Uhr nachts.

Fig. 6. Nucleolus und Chromatinmassen gelöst. 50% Alkohol fixiert am 22. November 1912, $11^1/_2$ Uhr nachts, 5 Minuten. HNO_3, Fe-Hämatox.

Fig. 7. Prophase, ca. 20 Chromosomen, Einordnung zur Kernplatte; v. Rath fixiert am 25. Oktober 1912, 12 Uhr nachts.

Fig. 8. Kernplatte mit ca. 20 Chromosomen in Protoplasmamasse von ungefähr Spindelbreite eingebettet; v. Rath fixiert am 25. Oktober 1912, $11^1/_2$ Uhr nachts.

Fig. 9. Doppelplatte; vom Rath fixiert am 25. Oktober 1912, $11^1/_2$ Uhr nachts.

Fig. 10. Auseinanderweichen der Doppelplatte, 2 (9—10) + 2 (9—10) Chromosomen. Nur die obere Reihe der Ringe eingezeichnet; v. Rath fixiert am 25. Oktober 1912, $11^1/_2$ Uhr nachts.

Fig. 11. Anaphase 12 + 16 Chromosomen an den Enden der beiden Chromatophoren; v. Rath fixiert am 25. Oktober 1912, $11^1/_2$ Uhr nachts.

Fig. 12 bis 30. Der Sporophyt[1]).

Fig. 12. Junge Zygote. Gametenkerne vor der Verschmelzung, ihre Nucleolen in Auflösung begriffen. 50% Alkohol fixiert am 26. Mai 1913.

Fig. 13. Junge Zygote. Verschmelzung der Gametenkerne. Zygotenmembran noch nicht gebildet.

Fig. 14. Junge Zygote. Verschmelzungskern mit Nucleolus. Alkohol fixiert Mai 1912.

Fig. 15. Junge Zygote. Verschmelzungskern. Nucleolus in Auflösung begriffen, mehrere wie er tiefgefärbte Körperchen. 50% Alkohol fixiert Mai 1912.

Fig. 16. Reife Zygote mit dreihäutiger Membran. Alkohol fixiert am 11. November 1913.

Fig. 17. Reife Zygote mit dreihäutiger Membran. Chromatophoren, Pyrenoide nebst Stärkering stark reduziert. 11. März 1913.

Fig. 18. Keimende Zygote, Kern mit Chromatinkörperchen ca. 30 eingezeichnet. Absoluter Alkohol fixiert am 3. Juni 1913, 11 Uhr nachts.

Fig. 18a. Derselbe Kern, ca. 38 Chromatinkörperchen in verschiedenen Ebenen eingezeichnet.

Fig. 19. Keimende Zygote, Prophase, ca. 20 Chromosomen. Alkohol fixiert am 10. Juni 1913, $10^1/_2$ Uhr nachts.

Fig. 20a. Anordnung zur Kernplatte, ca. 19 Chromosomen. Absoluter Alkohol fixiert am 10. Juni 1913, $10^1/_2$ Uhr nachts.

[1]) Die dreihäutige Membran der reifen Zygoten ist schematisch gezeichnet, nur der Umriß des Mesospors wurde genau mit Hilfe des Zeichenapparates eingetragen.

Fig. 20b. Dieselbe Zygote in anderer Lage, Chromosomen besser sichtbar, ca. 20, jedenfalls nicht über 23.

Fig. 21. Doppelplatte. Spindel in Längsachse der Zygote. Absoluter Alkohol fixiert am 3. Juni 1913, $10^1/_2$ Uhr nachts.

Fig. 22. Anaphase. Ca. 5 + ca. 4 Chromosomen noch zu erkennen. Absoluter Alkohol fixiert am 26. Mai 1913, 10 Uhr nachts.

Fig. 23. Keimende Zygote mit zwei Kernen dicht aneinander liegend. Absoluter Alkohol fixiert am 26. Mai 1913, 11 Uhr nachts.

Fig. 24. Doppelte Prophase, ca. 11 + ca. 10 Chromatinkörperchen in den Kernen. Absoluter Alkohol fixiert am 3. Juni 1913, 11 Uhr nachts.

Fig. 25. Doppelte Spindel. Spindel der zweiten Teilung senkrecht zur Längsachse der Zygote. 2mal 8 und 2mal 9 Chromosomen, d. h. je ca. 20. Absoluter Alkohol fixiert am 3. Juni 1913, $11^1/_2$ Uhr nachts.

Fig. 26. Keimende Zygote, vier Großkerne auf den Chromatophoren liegend. Absoluter Alkohol fixiert am 26. Mai 1913, 11 Uhr nachts.

Fig. 27. Keimende Zygote, vier Großkerne mit Nucleolen (Ausnahme). Drei Chromatophoren schon geteilt. Absoluter Alkohol fixiert am 3. Juni 1913, $10^1/_2$ Uhr nachts.

Fig. 28. Vier Kerne zwischen je einem Tochterchromatophorenpaar. Absoluter Alkohol fixiert am 22. Oktober 1912, 2 Uhr nachts.

Fig. 29. Protoplasma um die vier jungen Keimlinge gesondert. Absoluter Alkohol fixiert am 22. Oktober 1912, $2^1/_2$ Uhr nachts.

Fig. 30. Vier junge Keimlinge mit Membranen. Absoluter Alkohol fixiert m 2. Oktober 1912, $2^1/_2$ Uhr nachts.

Literaturverzeichnis.

1. Allen, Charles, Die Keimung der Zygote bei Coleochaete. Ber. d. d. bot Ges. 1905. **23,** 285—292. Mit Taf. XIII.
2. Archer, W., Observations on the genera Cylindrocystis, Mesotaenium and Spirotaenia etc. Quart. Journ. of microsc. Science. 1866. **6,** 203—224.
3. —, On the Conjugation of Spirotaenia condensata and of Sp. truncata. Ebenda. 1867. N. S. **7,** 186—193. Mit Tafel VIII.
4. —, Double-spored or Twin-spored form of Cylindrocystis Brebissonii. Ebenda. 1874. N. S. **14,** 423.
5. de Bary, A., Untersuchungen über die Familie der Conjugaten. Leipzig. 1858.
6. Benecke, W., Über die Ursachen der Periodizität im Auftreten der Algen auf Grund von Untersuchungen über die Bedingungen der Zygotenbildung bei Spirogyra communis. Int. Revue f. Hydrobiol. 1908—1909. 533.
7. Berghs, Jules, Le noyau et la sinèse chez le spirogyra. La cellule. 1906 **23,** 53—86. Mit 2 Tafeln.
8. Braun, A., Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur, insbesondere in der Lebens- und Bildungsgeschichte der Pflanze. Leipzig. 1851.

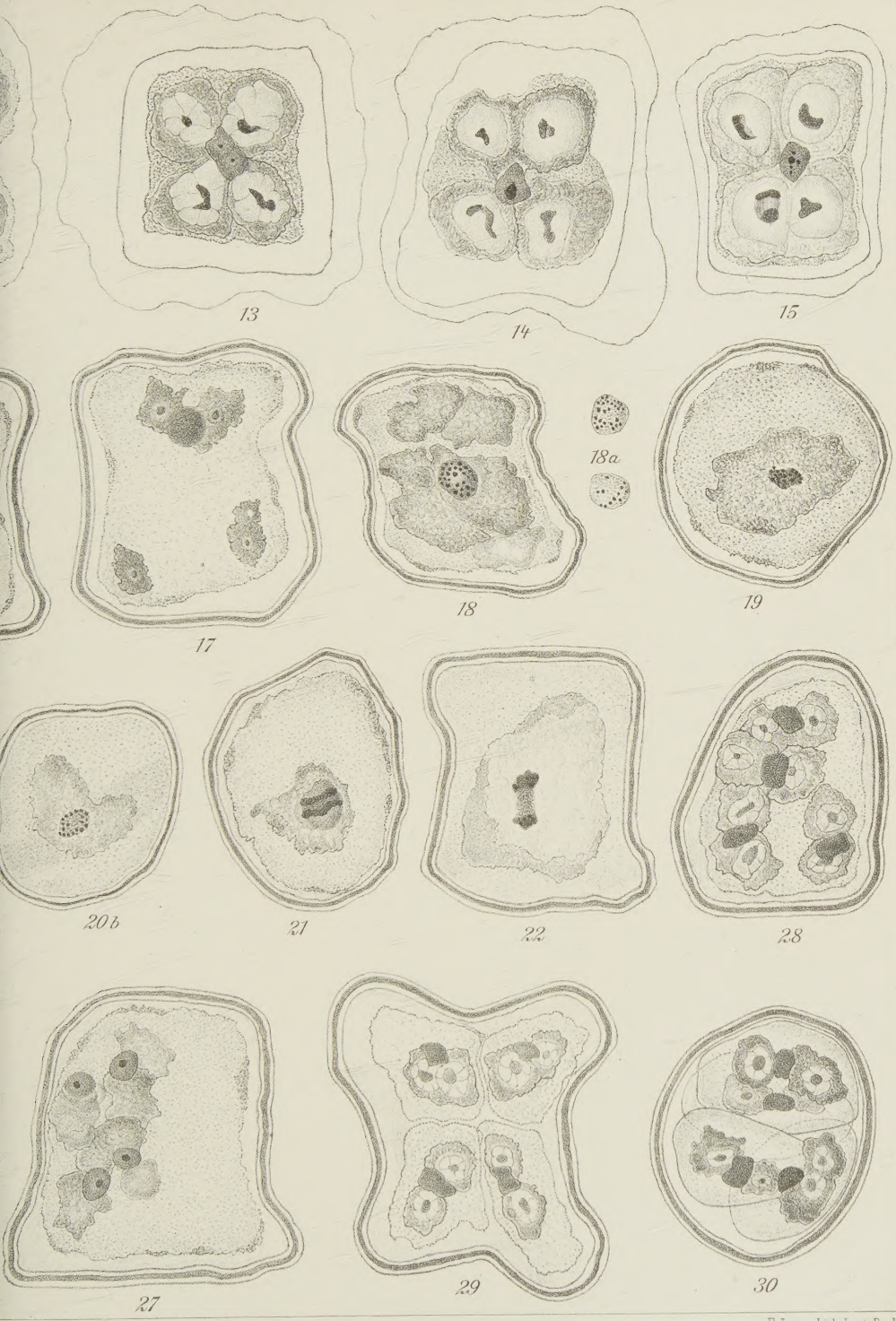
9. Escoyez, E., Le noyau et la Caryocinèse chez le zygnema. La cellule. 1907. **24,** 553—566. Mit 1 Tafel.
10. Karsten, G., Die Entwicklung der Zygoten von Spirogyra jugalis Ktzg. Flora. 1909. **99,** 1—11. Mit Tafel I.
11. —, Über die Reduktionsteilung bei der Auxosporenbildung von Surirella Saxonica. Zeitschr. f. Bot. 1912. **4,** 417—426. Mit Taf. VII.
12. Karsten, G., Conjugatae. Handwb. d. Naturwiss. **2,** 725—729. Jena. 1912.
13. —, Diatomeae. Ebenda. **2,** 960—970. Jena. 1912.
14. Klebahn, H., Über die Zygosporen einiger Conjugaten. Ber. d. d. bot. Ges. 1888. **6,** 160—166. Mit Tafel VII.
15. —, Die Keimung von Closterium und Cosmarium. Jahrb. f. wiss. Bot. 1891. **22,** 415—443. Mit Tafeln XIII u. XIV.
16. —, Beiträge zur Kenntnis der Auxosporenbildung. Ebenda. 1896. **29,** 595—654. Mit Tafel X.
17. Klebs, G., Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Fischer, Jena. 1896.
18. Kurssanow, L., Über Befruchtung, Reifung und Keimung bei Zygnema. Flora. N. F. 1911. **4,** 65—84. Mit Tafel I—IV.
19. Küster, E., Anleitung zur Kultur der Mikroorganismen. Teubner, Leipzig. II. Aufl. 1913.
20. Lotsy, J. P., Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Fischer, Jena. 1907. I. Bd.
21. Lundegårdh, H., Fixierung, Färbung und Nomenklatur der Kernstrukturen. Arch. f. mikr. Anat. 1912. **80,** 223—273. Abt. I.
22. —, Chromosomen, Nucleolen und die Veränderungen im Protoplasma bei der Karyokinese nebst anschließenden Betrachtungen über die Mechanik der Teilungsvorgänge. Beitr. z. Biol. d. Pflanz. 1912. 373—542.
23. Lütkemüller, J., Über die Gattung Spirotaenia breb. Österr. bot. Zeitschr. 1895. 1, 51 u. 88. 1903. 396 u. 483.
24. Lutman, B. F., Cell and Nuclear division in closterium. The botanical Gaz. 1911. **51,** 401—430. Plate XXI u. XXIII.
25. Merriman, Nuclear Division in zygnema. Ebenda. 1906. **41,** 43—53. Plate III u. IV.
26. —, Nuclear Division in spirogyra crassa. Ebenda. 1913. **56,** 319—330. Plate XI u. XII.
27. Mitzkewitsch, Über die Kernteilung bei Spirogyra. Flor. 1898. **85,** 81—124. Mit Tafel V.
28. Oltmanns, Morphologie und Biologie der Algen. Jena. 1904 u. 1905. 2 Bde.
29. Pringsheim, Kulturversuche mit chlorophyllführenden Mikroorganismen. I. Die Kultur von Algen in Agar. Beitr. z. Biol. d. Pflanz. 1912. **11,** 305—333.
30. Tröndle, A., Über die Kopulation und Keimung von Spirogyra. Bot. Zeitg. 1907. 187—217. Mit Tafel V.
31. —, Über die Reduktionsteilung in den Zygoten von Spirogyra und über die Bedeutung der Synapsis. Zeitschr. f. Bot. 1911. **3,** 593—619. Mit Tafel V.

32. —, Der Nucleolus von Spirogyra und die Chromosomen höherer Pflanzen. Ebenda. 1912. **4**, 721—747. Tafel IX.
33. West, W., and West, G. S., A monograph of the British Desmidiaceae. 1904. **1**. London.
34. Wisselingh, van, Über die Zellwand von Closterium. Zeitschr. f. Bot. 1912. **4**, 337—389.

Erst nach Abschluß meiner Arbeit erhielt ich Kenntnis von:

Lütkemüller, J.: Die Gattung Cylindrocystis Menegh. Verhandl. der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien. 1913. 212—230. Mit Tafel II.
Neuenstein, H. v., Über den Bau des Zellkerns bei den Algen und seine Bedeutung für ihre Systematik. Arch. f. Zellforsch. **13**, 1—91.

Verlag von G



E. Laue, Lith. Inst. Berlin.

in Jena.

Fürstlich priv. Hofbuchdruckerei (F. Mitzlaff)
Rudolstadt.